

Institut National de la Recherche
Agronomique
Laboratoire de la Faune
Sauvage
78350 JOUY-EN-JOSAS

Université de Dijon
Laboratoire d'Ecologie
21004 DIJON

UTILISATION

DE L'ESPACE

PAR LES HOTES

DU TÉNIA

MULTILOCULAIRE

(ECHINOCOCCUS

MULTILOCULARIS).

CONSÉQUENCES

ÉPIDÉMIOLOGIQUES

Soutenue le 28 juin 1991 devant :

M. L. Thaler
M. B. Frochet

Professeur à l'Université de Montpellier
Professeur à l'Université de Dijon

Président
Directeur
de thèse

M. P. Auger
M. C. Combes
M. M. Aubert

Professeur à l'Université de Dijon
Professeur à l'Université de Perpignan

Rapporteur
Rapporteur

Directeur des Laboratoires d'Etudes sur la Rage
et la Pathologie des Animaux Sauvages de Malzeville
Directeur de Recherche I.N.R.A., directeur du stage

Examineur
Examineur
Examinatrice

M. P. Delattre
Mme D.A. Vuitton

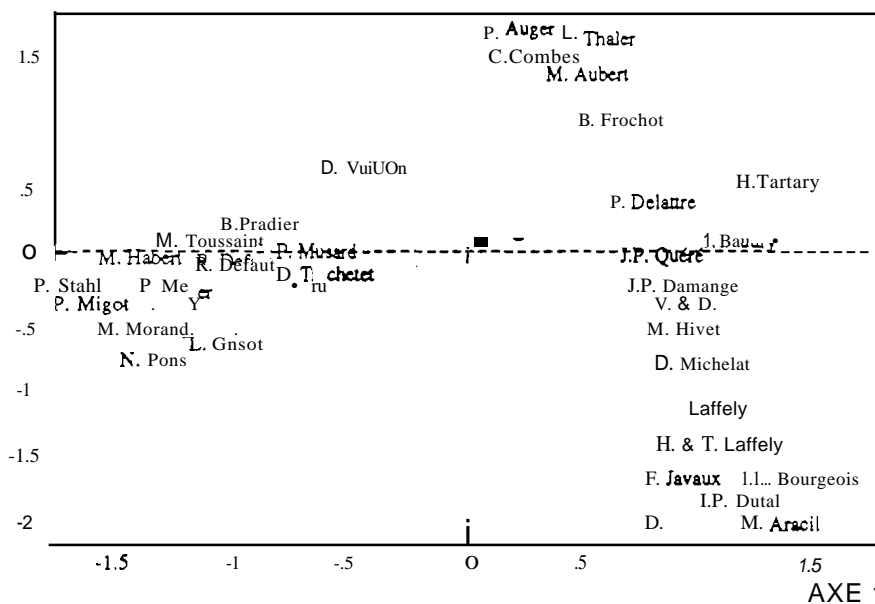
Professeur à l'Université de Besançon

Patrick Giraudoux

Remerciements

Formuler des remerciements équilibrés, qui établissent la part de la contribution de chacun au mémoire maintenant achevé, sans pour autant verser dans l'euphorie béate générée par l'immense soulagement d'avoir fini un long travail de rédaction, est une entreprise finalement très subjective et périlleuse. Un mémoire de thèse est avant tout la concrétisation d'une formation, et, en tant que telle, d'un système d'interactions. Présenter les choses par une suite linéaire de paragraphes, ne rend guère compte de l'univers des influences multiples et simultanées qui ont pu nourrir directement ou indirectement les réflexions. Je demande donc au lecteur de ne pas se focaliser de la présentation adoptée en première approche (la deuxième, plus sérieuse, est au verso) : elle rend compte, de façon plus synoptique, de l'ensemble des appuis dont j'ai bénéficié pendant ces quatre ans, et à l'issue de cette période. Il faut dire que je ne peux résister au plaisir d'imaginer un bouquet géométrique, où chacun puisse se situer par rapport à deux axes qui sont autant de combinaisons linéaires de remerciements-vecteurs, et dont le deuxième est une fonction quadratique du premier (effet Guttman, en arc, nettement observable)...

Figure A

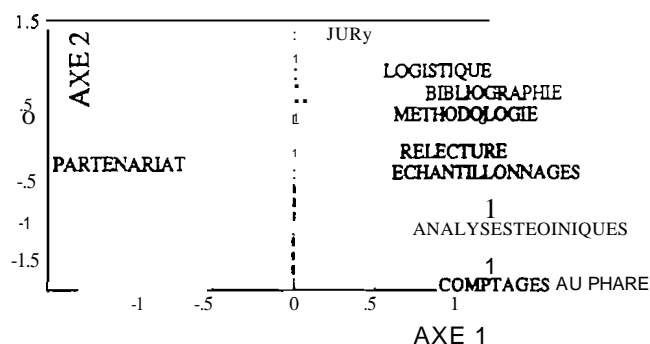


Les cartes factorielles ci-contre ont été obtenues à partir d'un tableau personnes (qu'elles me pardonnent ce sacrilège) x objets d'implication.

L'ordination des personnes par une analyse factorielle des correspondances dans l'espace des deux premiers axes principaux (figure A) est interprétée de la manière suivante : l'axe 1 groupe d'une part celles ayant participé à l'ouverture du mémoire vers les domaines exotiques de l'agronomie, de la médecine humaine et vétérinaire, et d'autre part les personnes ayant directement participé

aux recherches faites sur le terrain du Souillot, et à l'évaluation du mémoire. L'axe 2 étale les distributions selon un gradient qui va de l'évaluation du mémoire à la mise en œuvre des techniques d'échantillonnage sur le terrain, en passant par les domaines intermédiaires exprimés dans la figure B. Les personnes ayant participé à plusieurs domaines se trouvent situées dans des positions intermédiaires. On peut considérer ces graphes comme représentatifs de deux dimensions du champ d'interactions, réalisant près de 52 % de la variance totale, qui a abouti à la réalisation ! (d'après Legendre et Legendre 1979 et Benzécri et coll. 1973...).

Figure B



sérieusement, je souhaite d'abord signifier toute ma gratitude à trois personnes que je ne peux présentement qu'associer: Pierre Delattre, Jean-Pierre Damange et Jean-Pierre Quéré. L'envergure d'un travail d'écologie tient avant tout au fait de savoir fonctionner en équipe ouverte. Ce n'est pas facile parce qu'il faut conjuguer les facteurs humains, les complémentarités de compétences, les moyens matériels, et la définition d'objectifs communs qui transcendent le travail de chacun. Pierre, qui assume la responsabilité du groupe au sein du laboratoire INRA Faune Sauvage, a su jouer de tous ces éléments pour nous pousser au maximum des possibilités du moment. Le style de recherche, le type de fonctionnement choisi, fondé sur la confiance mutuelle et la pleine circulation de l'information, m'ont donné l'occasion de nombreux contacts, en pleine responsabilité, avec les problèmes internes au fonctionnement d'un laboratoire, avec d'autres équipes de chercheurs, avec des professionnels de l'agronomie, de la médecine humaine et vétérinaire, et enfin avec des administrateurs de l'environnement. C'est précisément ce que j'attendais de la formation doctorale entreprise: mesure la théorie écologique à l'épreuve de son applicabilité, en menant ce style exact de recherche et de collaborations. J'ai eu beaucoup de chance de rencontrer Pierre Delattre, Jean-Pierre Damange et Jean-Pierre Quéré à ce moment de leur *cursus* de recherche, où nos complémentarités apparaissent évidentes, et où le laboratoire de la Faune Sauvage pouvait m'accueillir.

Bernard Frochot qui depuis (déjà) fort longtemps défend l'approche écologique au niveau des communautés m'a fait l'amitié d'accepter le risque de la présidence de cette thèse, sur un sujet qui s'avérait au départ relativement aléatoire, et qui l'écarte des modèles ornithologiques et hydrobiologiques. Ses écrits et les contacts que j'avais eus avec lui sous les auspices du Colloque francophone d'ornithologie, m'ont amené à partager ses convictions sur l'intérêt des démarches comparatives en écologie : sa confiance, l'éclairage pédagogique et structurant qu'il a apporté aux épisodes les plus échevelés de nos élucubrations, le cadre dans lequel il m'a permis de travailler, me furent, entre autre, très précieux.

S'il est vrai qu'un processus de formation commence par l'affrontement à un obstacle, je remercie toutes les personnes qui, avec beaucoup de confiance et de gentillesse, m'ont posé problème (*sensus stricto*)... et qui, pour certaines, m'en posent encore:

- Marie-Hélène Le Pesteur, docteur vétérinaire, qui, peu après Pierre, m'a mis au défi de rédiger un article de parasitologie en anglais, alors que je suis si peu parasitologue et si approximatif anglophone. Elle m'a ainsi mis le pied à l'étrier dans ce dernier domaine (merci au passage à Dominique Rathier, and many thanks to M.A. Gemmel for his help in this first attempt, which is the most difficult, also !)..,

- Dominique Vuitton et Jean-Philippe Meyer (C.H.U. de Besançon), qui m'ont confronté aux problèmes posés par l'analyse de la distribution spatiale des cas humains d'échinococcose alvéolaire;

- M. Morand, N. Pons et L. Grisot (Laboratoires Vétérinaires du Jura et du Doubs), qui m'ont posé le problème de l'analyse de la distribution des renards atteints de la cestodose adulte;

- P. Musard, D. Truchetet (Services de protection des végétaux de Bourgogne), M. Toussaint (SPV de Charentes-Poitou), B. Pradier (SPV d'Auvergne-Limousin), M. Habert, R. Defaut (SPV de Franche-Comté), qui persistent à vouloir comprendre comment fonctionnent les populations de rongeurs pour mieux les surveiller..., et pensent que notre travail peut les aider à cela et aboutir aux éléments d'une gestion raisonnée

l'intérêt de chacun pour la recherche en écologie, les premiers résultats obtenus ensemble, sont les plus puissants moteurs de mon travail.

Ce mémoire est également inspiré à des degrés divers par des personnes que je connais peu ou pas, mais qui par leurs enseignements ou leurs écrits influencent profondément ma vision de l'écologie et de la recherche scientifique. En plus de mes maîtres de l'ancien D.E.A. de Paris VI (R. Barbault, P. Blandin, M. Lamotte en particulier), je voudrais citer ici MM. J. Blondel, J.M. Legay & D. Debouzie, J.A. Rioux, S. Frontier, L. et P. Legendre, S. Siegel, F. Jacob, J. de Rosnay, G. Bachelardt, K. Popper, pour l'éclairage qu'ils m'apportent dans le domaine de la théorie écologique, de l'échantillonnage, des outils numériques de l'écologie et de l'épistémologie. J'aurais aimé pouvoir associer à cet hommage les théoriciens du chaos déterministe, de la percolation, des systèmes hiérarchiques et de l'écologie du paysage, dont je pressens la convergence et les apports fondamentaux dans le futur éventuel de mes recherches: des lectures encore incomplètes m'incitent à leur adresser simplement un petit salut amical au passage...

Il m'est agréable de remercier le Service de la recherche et du traitement de l'information (S.R.E.T.I.E.) du Ministère de l'Environnement qui, dans le cadre des contrats "Ecologie du Paysage" et "Conséquences écologiques de la déprise agricole", a soutenu les travaux de notre groupe, dont ce mémoire expose une partie des résultats. Georges Kighelman, Jean-Claude Rougeot m'ont apporté pour leur part une aide technique ineffable, mais néanmoins extrêmement précieuse... Tout aussi précieux sont les amis, en premier lieu desquels la famille Laffely, Dominique Michelat et Mylène Imbert, qui ont accepté en toutes saisons d'endurer le froid du Haut-Doubs pour m'aider dans les comptages nocturnes au phare. Denis Jacquin, de la M.A.F.P.E.N. de Besançon, m'a fait l'amitié d'établir la maquette de présentation du mémoire, et m'a fait profiter de son expérience éprouvée dans la mise en page.

Relire, une thèse, la corriger, est une tâche longue et ingrate. Elle a d'abord été assumée par Pierre Delattre et Jean-Pierre Quéré, bien dans l'esprit de l'équipe: pour le meilleur et pour le pire. Bernard Frochot, Dominique Michelat et Pedro Gomes (Université de Braga, Portugal), ont bien voulu effectuer un contrôle parallèle en cours de rédaction. Ensuite Michel Hivet, professeur de physique, mais naturaliste de cœur, a accepté de jouer le rôle indispensable du (faux) naïf: ses remarques ne le furent cependant pas, qu'il en soit malgré tout remercié! Jacques Baudry, de l'LN.R.A.(Systèmes Agraires et Développement), a accepté de superviser l'ensemble et, entre autre, de proposer plusieurs améliorations substantielles dans la présentation de l'analyse des peuplements de rongeurs. Certaines ouvrent de véritables pistes de recherche. Me pardonnera-t-il de ne pas les avoir toutes intégrées dans le présent mémoire, faute de temps, réservant ainsi un espace prometteur à de futures collaborations? Enfin, MM. Pierre Auger et Claude Combes ont accepté d'être les rapporteurs de la thèse. J'en suis très honoré et reconnaissant, ainsi que de l'engagement de tous les autres membres du jury qui ont dû partager ce *pensum* avec de nombreuses autres responsabilités plus importantes.

Plusieurs années de dispersion entre des implications professionnelles d'enseignant dans le secondaire et une formation de chercheur, génèrent fatalement un certain nombre d'indisponibilités, de sacrifices, de hauts et de bas (qui ne sont pas tous à mettre au compte de cette seule situation..J. Mes proches, particulièrement Véronique et Dorine, les acceptent et les partagent tant bien que mal. Je souhaite sincèrement que nous en voyons bientôt le bout... si ce n'est le fruit.

Principales publications sur le sujet, préparatoires à la soutenance de thèse:

Delattre (P.), Giraudoux (P.), Baudry (J.), Truchetet (O.), Musard cP), Toussaint (M.), Stahl (P.), Oamange (T.P.), Quéré (J.P.), 1991. - Land use patterns and types of common voles (*Microtus arvalis*) kinetics. *Agric. Eco. Envir.* : proposé pour publication.

Le Pesteur (M.H.), Giraudoux (P.), Delattre (P.), Damange (J.P.), Quéré (T.P.), 1991. - Parasitological and ecological study on the distribution of four species of cestodes in a landscape of mid-altitude mountains. En préparation.

Delattre (P.), Giraudoux (P.), Pascal (M.), 1991. - L'échinococcose alvéolaire. *La Recherche*, 230 : 294-303.

. Delattre (P.), Giraudoux (P.), Quéré Q.P.), 1990. - Conséquences épidémiologiques de la réceptivité d'un nouvel hôte intermédiaire du *Taenia multiloculaire* (*Echinococcus multilocularis*) et de la localisation spatiotemporelle des rongeurs infestés. *C.R. Acad. Sei. Paris*, 310 (III) : 339-344.

Delattre (P.), Giraudoux (P.), Damange (J.P.), Quéré (J.P.), 1990 - Recherche d'un indicateur de la dynamique démographique des populations du Campagnol des champs (*Microtus arvalis*). *Rev. Ecol. Terre et Vie*, 45 : 375-384.

Vuitton (M.A.), Bresson-Hadni (S.), Liance (M.), Meyer (J.P.), Giraudoux (P.), Lenys (O.), 1990. - L'échinococcose alvéolaire humaine. Hasard épidémiologique ou fatalité immunologique ? *GastroentéroL. Clin. Biol.*, 14 : 124-130.

Oelattre cP), Pascal (M.), Le Pesteur (M.H.), Giraudoux (P.), Damange (J.P.), 1988. - Caractéristiques écologiques et épidémiologiques de l'*Echinococcus multilocularis* au cours d'un cycle complet des populations d'un hôte intermédiaire (*Microtus arvalis*). *Can. J. Zool.*, 66 : 2740-2750.

La connaissance, et la connaissance scientifique tout particulièrement, progresse grâce à des anticipations non justifiées (et impossibles à justifier), elle devine, elle essaie des solutions, elle forme des *conjectures*. Celles-ci sont soumises au contrôle de la critique, c'est à dire à des tentatives de *réfutation* qui composent des tests d'une capacité critique élevée. Elles peuvent survivre à ces tests mais ne sauraient être justifiées de manière positive: il n'est pas possible d'établir avec certitude qu'elles sont vraies, ni même qu'elles sont "probables" (au sens que confère à ce terme le calcul des probabilités). (...) Celles de nos théories qui se révèlent opposer une résistance élevée à la critique et qui paraissent, à un moment donné, offrir de meilleures approximations de la vérité que les autres théories dont nous disposons, peuvent, assorties des protocoles de leur tests, être définies comme "la science" de l'époque considérée. Comme aucune d'entre elles ne saurait recevoir de justification positive, c'est essentiellement leur caractère critique et le progrès qu'elles permettent -le fait que nous' pouvons discuter leur prétention à mieux résoudre les problèmes que ne le font les théories concurrentes- qui constitue la rationalité de la science.

Karl Popper (1985) - Conjectures et réfutations

De même on pourra, par une action "zoom", agrandir progressivement l'échelle de perception pour passer de très vastes espaces à des territoires tout petits, de même pourra-t-on, en fonction précisément de ces différents paliers, explorer d'autres niveaux de la connaissance, complémentaires les uns des autres, hiérarchiser les problèmes et généraliser à partir du particulier. Car l'étude du particulier n'est véritablement féconde que si elle débouche sur la généralisation, d'où l'intérêt d'une navette entre le "réductionisme" des sciences expérimentales et le "holisme" des sciences synthétiques (biogéographie, écologie, évolution).

Jacques Blondel (1979) - Biogéographie et Ecologie.

J'oppose raison et intuition, perception globale et conception analysée, mais je les réunis. L'arc a deux extrémités, mais c'est parce qu'il est un qu'il est tendu. A ceux qui ne voient qu'un bout, je reproche moins d'être étroits que d'entraîner un relâchement, une baisse de tension, un déchet d'existence. (...) Le monde est parfaitement lié, il n'y peut rien surgir d'étranger. Comme le dit Faraday, chaque objet remplit tout l'espace où son influence se fait sentir. Chaque objet est vaste comme le monde, quoiqu'il y ait un centre où ses attractions vont se concentrer. Il n'y a qu'un objet, que nous découpons en objets selon nos considérations. (...) La connaissance nous arrache au monde et nous y ramène. Mais parce que nous perdons la capacité d'embrasser toute l'opération d'un seul regard, nous nous égarons.

Robert Hainard (1986) - Le miracle d'être.

1 INTRODUCTION	PAGE
L'objet et la discipline d'étude...	13
... et le choix de la démarche.	15
2 POSITION DU PROBLEME EN FONCTION DES NIVEAUX DE PERCEPTION DU CYCLE PARASITAIRE	
2.1 Niveau continental	19
2.2 Niveaux régional et sectoriel	
2.2.1 Données générales	19
2.2.2 Données franc-comtoises	20
2.2.3 Questions en suspens	22
2.3 Niveaux du biotope et de la station	
2.3.1 Les rongeurs	22
2.3.2 Le renard ... et les autres carnivores	22
2.3.3 La dynamique du cycle	23
2.3.4 Questions en suspens	23
3 NIVEAU RÉGIONAL: ÉTUDES COMPLÉMENTAIRES DES CAS VULPINS ET HUMAINS	
3.1 Distribution de l'échinococcose alvéolaire vulpine dans le Jura et comparaison avec le Doubs	
3.1.1 Matériel et méthodes	25
3.1.2 Résultats	25
3.1.3 Discussion et conclusions	26
3.2 L'infestation humaine et l'utilisation de "espace	28
3.2.1 Matériel et méthodes	29
3.2.2 Résultats	29
3.2.3 Conclusions	30
4 ÉTUDES AU NIVEAU DU BIOTOPE	33
4.1 Principes généraux d'échantillonnage et chronologie de mise en œuvre	35
4.2 Occupation de l'espace par les micromammifères (rongeurs principale- ment)	
4.2.1 Matériel et méthodes	39
4.2.2 Structure des peuplements et habitats spécifiques'	42
4.2.3 Cinétique des populations	49
4.2.4 Discussion et conclusions	53
4.3 Occupation de l'espace par le renard	
4.3.1 Matériel et méthodes	55
4.3.2 Résultats	58
4.3.3 Discussion et conclusions	64
4.4 Occupation de l'espace par les chats	
4.4.1 Susceptibles d'être infestés par l'échinococcose alvéolaire: le chat domestique	67
4.4.2 Non-infestés (?), mais éclairant la relation prédateur proie: le chat forestier	68
4.5 Discussion et conclusions	71

--

E

E

O

S

5 DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION	PAGE
5.1 Comparaison des variations saisonnières de prévalence chez le renard et les rongeurs	77
5.2 Synthèse des résultats obtenus aux différents niveaux de perception	
5.2.1 Synthèse dans le temps	78
5.2.2 Synthèse dans l'espace	80
5.2.3 La notion de mosaïque fonctionnelle	80
5.2.4 Critique de la théorie proposée	85
5.2.5 Prédictions de la théorie	85
5.3 Rationalité de la démarche	86
6 PERSPECTIVES DE RECHERCHE	
6.1 Dans le domaine de la recherche fondamentale	89
6.2 Dans le domaine du développement	93
7 BIBLIOGRAPHIE	95
8 ANNEXES	101

l'OBJET ET LA DISCIPLINE D'ÉTUDE...

L'échinococcose alvéolaire (EA) humaine est une maladie parasitaire d'issue fatale due à l'envahissement lent du foie par la larve d'un cestode : *Echinococcus multilocularis*. L'homme ne constitue cependant qu'une impasse épidémiologique : la maladie (cyclozoonose) se transmet selon un cycle qui implique des carnivores hébergeant la forme sexuée dans leur intestin et des rongeurs, hébergeant la forme larvaire principalement dans le foie (figure 1). La contamination de l'homme s'effectue donc parce qu'existe dans son environnement un cycle animal susceptible d'entretenir la présence d'œufs contaminants du parasite (anthroponose).

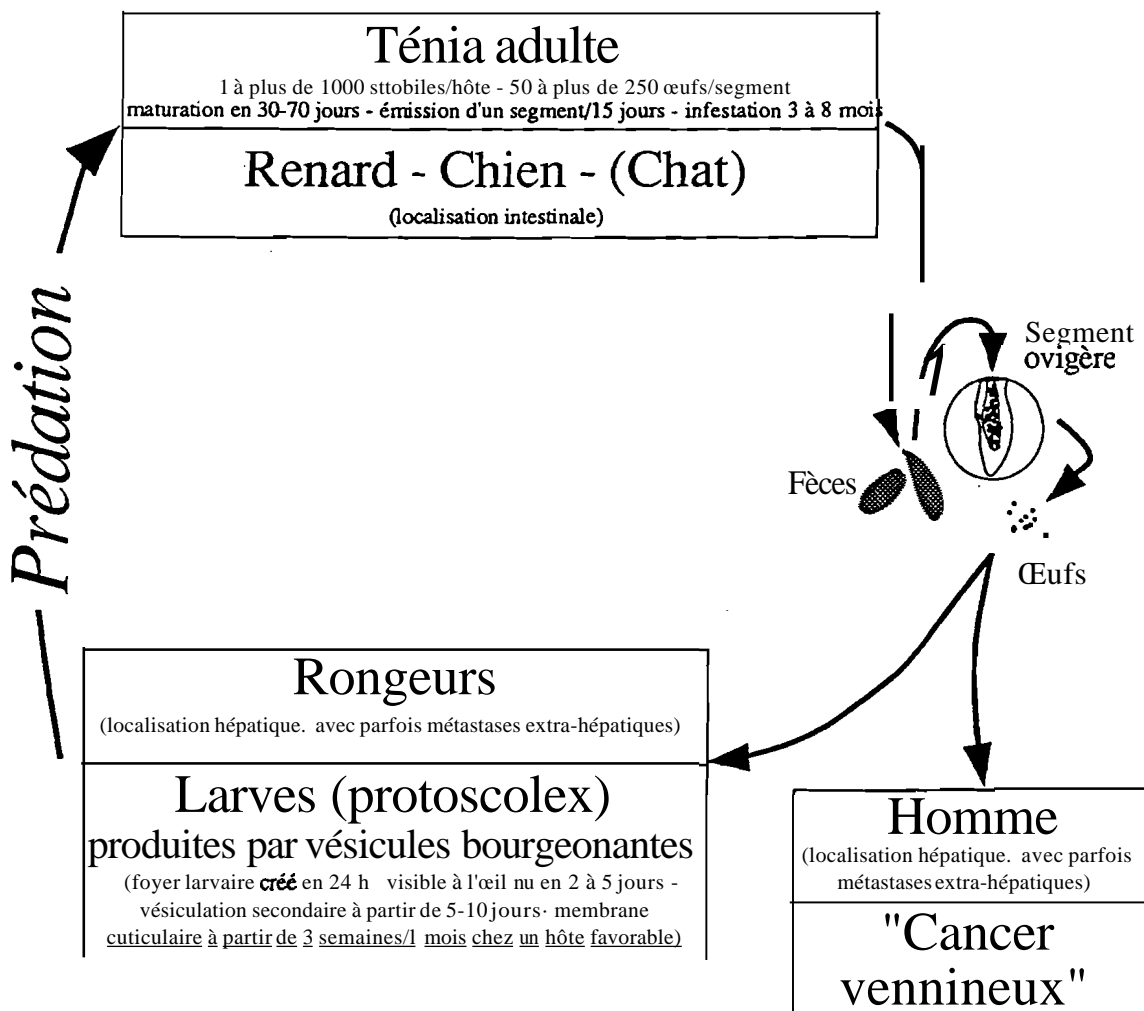


Figure 1 - Cycle d'*Echinococcus multilocularis* et principales caractéristiques des différents stades.

Bien que son individualisation spécifique soit récente (Rausch et Schiller 1954 ; Vogel 1977), ce cestode est connu depuis plus d'un siècle (Leuckart 1863). Mais encore en 1987, Gemmel considérait que : "unlike *E. granulosus*, the life cycle of *E. multilocularis* predominantly involves sylvatic hosts (e.g. rodents and foxes) and the control of wild life echinococcosis presents a formidable challenge to ecologists and epidemiologists". La connaissance des modalités de réalisation du cycle parasitaire permettrait d'aboutir à son contrôle, mais les difficultés d'analyse proviennent principalement de la conjonction de trois catégories de problèmes :

- (1) existence de plusieurs niveaux de perception, de la distribution mondiale à la distribution stationnelle. Les mêmes causes explicatives ne peuvent être évoquées à chaque niveau : un saut qualitatif existe au passage de l'un à l'autre, qui augmente la complexité de l'analyse écologique (Allen et Starr, 1982).
- (2) existence de plusieurs hôtes définitifs sauvages (renards, coyote, loup) et domestiques (chien, chat), et

de multiples hôtes intermédiaires (près de 40 espèces, principalement des rongeurs : voir encadré) aux distributions spatio-temporelles hétérogènes. Le maintien de la parasitose est assuré à travers la multiplicité des espèces-hôtes dans la relation prédateur/proie, et à travers l'hétérogénéité complexe du paysage dans lesquels leurs populations fluctuent et évoluent (au sens darwinien du terme). Comprendre le fonctionnement du cycle exige donc d'entreprendre des recherches au niveau du peuplement, ce qui n'est que rarement réalisé en raison des difficultés méthodologiques et techniques qui découlent de ce type d'étude.

Liste des hôtes naturels du ténia multiloculaire, d'après Rausch (1986) et Grisot (1990). Les espèces soulignées sont présentes en Franche-Comté, l'infestation de celles suivies d'une astérisque y a été prouvée.

HOTES DÉFINITIFS :

Canidae : Chien domestique (*Canis familiaris*), Chien viverrin (*Nyctereutes procyonides*), Coyote (*Canis latrans*), Loup (*Canis lupus*), Renard polaire (*Alopex lagopus*), Renard roux (*Vulpes vulpes*), Renard corsac (*Vulpes corsac*), Renard cendré (*Urocyon cinereoargenteus*). Felidae : Chat domestique (*Felis catus*), Chat sauvage (*Felis libyca* • *F. sylvestris*).

HOTES INTERMÉDIAIRES :

Soricidae : Sorex jacksoni. Talpidae : Talpa altaica. Scuridae : Sciurus vulgaris, Citellus undulatus, Marmota bobak. Cricetidae : Cricetus cricetus, Meriones unguiculatus, M. erythrorus, Rhombomys opimus, Myospalax myospalax, Peromyscus maniculatus, Neotoma cinerea. Arvicolidae : Microtus arvalis*, M. agrestis, M. oeconomus, M. socialis, M. roberti, M. hyperboreus, M. niivalis, M. gregalis, M. pennsylvanicus, Ptilimys subterraneus*, Arvicola terrestris*, Ondatra zibethicus*, Lagurus lagurus, Filobius la/pinus, Lemmus sibiricus, Clethrionomys glareolus*, C. rufocanus, C. rutilus. Muridae : Apodemus agrarius, A. sylvaticus, Nesokia indica, Mus musculus, Rattus norvegicus. : Allactaga elater. Ochotonidae : Ochotona daurica, O. pricei. **Capromyidae** : Myocastor coypus. Primates : Homo sapiens*.

(3) faible prévalence de la maladie chez les hôtes intermédiaires (en général moins de 1 % à l'échelle d'un secteur de 1000 ha) alors que par leur faibles déplacements et à la plus grande échelle de perception (stationnelle), ce sont les meilleurs marqueurs des sites de contamination.

Appréhender cette complexité implique une approche écologique, tant structurelle que dynamique. celle-ci est de nature à assurer la synthèse d'un grand nombre de données et est indispensable à l'établissement d'un faisceau d'informations utiles aussi bien au scientifique qu'au décideur (Rioux *et al* 1981, 1990). De par sa nature holistique!, elle rend possible et impose la fédération de plusieurs domaines de recherche dans une véritable interdisciplinarité.

cette condition est réalisée en Franche-Comté où trois groupes de travail s'intéressent au sujet:

- (1) une équipe de l'LN.RA. (dirigée par P. Delattre) travaillant sur la cinétique des populations de rongeurs et leurs parasitoses,
- (2) les laboratoires vétérinaires départementaux du Doubs et du Jura (dirigés respectivement par N. Pons et M. Morand) bénéficiant des tirs de nuit des Fédérations de Chasse pour étudier l'infestation des renards principalement,
- (3) une équipe du C.H.U. de Besançon (dirigée par D.A. Vuitton) travaillant sur l'épidémiologie humaine.

il était tentant d'utiliser cette synergie pour progresser dans la connaissance du fonctionnement d'un des foyers d'échinococcose alvéolaire ouest-européens les plus actifs (Meyer 1988 ; Vuitton *et al.* 1990, Grisot 1990). Dans ce contexte, notre contribution à la compréhension du cycle de l'échinocoque alvéolaire s'est réalisée autour de l'objectif suivant: *étudier l'occupation et l'utilisation de l'espace par les hôtes définitifs et intermédiaires du Ténia*

Le moi "holistique" doit-être compris ici au sens attribué au "holisme descriptif" par Wilson (1988), d'après Rigler (1975) : "holism involves inspecting a complex system for patterns, which once discovered can be described in quantitative terms. (...) When defined in this way, holism is primarily a practical rather than a conceptual tool".

multi/oculaire pour en tirer les conséquences sur l'épidémiologie de la maladie. Cet objectif prend en compte les différents niveaux d'étude, et m'a ainsi conduit à :

- contribuer à l'articulation des études épidémiologiques vétérinaires et médicales menées à des échelles départementales et régionales. Cette contribution s'est concrétisée successivement dans une thèse de médecine (Meyer 1988), une thèse vétérinaire (Grisot 1990), une publication scientifique pluridisciplinaire (VuiUon *et al.* 1990) et un film vidéo de vulgarisation médicale (1990).
- apporter des résultats biologiques complémentaires aux études médicales et vétérinaires en cours, qui, axées sur l'homme et les hôtes définitifs, à des niveaux de perception régionaux et des échelles sectorielles, n'apportent que peu d'information sur le détail des modalités de transmission du parasite d'un hôte à l'autre. Au niveau du biotope, sur le terrain d'étude LN.RA de Septfontaines-le Soullot, ceci s'est traduit (1) par l'adaptation de l'échantillonnage des rongeurs finalisant simultanément les recherches selon un axe parasitologique et selon un axe agronomique, et (2) par l'étude de l'occupation de l'espace par le renard et d'autres carnivores opportunistes (*cf infra*). Un certain nombre de ces résultats (Delanre *et al.* 1988, 1990, 1991 ; Giraudoux et Delattre, 1989) ont déjà été publiés.

... ET LE CHOIX DE LA DÉMARCHE.

L'approche retenue se voudrait d'esprit systémique², et procède d'un pari³. A l'instar de Bartault (1981), je considère que, dans un premier temps, l'étude d'une population ne peut être dissociée de celle de son environnement et de son histoire, ce qui conduit à étudier le peuplement plutôt que la population quasi-isolée. Ce choix qui écarte d'emblée les approches *a priori* réductionnistes, conduit cependant à un certain nombre de difficultés méthodologiques et conceptuelles. J'ai évoqué plus haut le problème des emboîtements d'échelles sur lequel on reviendra dans le corps du mémoire. Il est un autre problème lié aux choix des stratégies de recherche. De façon trop caricaturale, les courants de pensée de l'écologie moderne, non dénués d'idéologie à l'origine, voudraient rendre exclusives l'une de l'autre, une démarche de recherche purement hypothético-déductive (dite expérimentale, ou encore "popperienne"), et une démarche inductive. Cette dernière tire profit de la convergence des tendances observées par des méthodes d'observation et implique généralement l'emploi d'un plus grand nombre de descripteurs (Blondel, 1986). La démarche expérimentale s'attache à la seule mise en œuvre de protocoles visant la réfutation d'une hypothèse préalablement exprimée. Elle est imparable par la force logique des démonstrations auxquelles elle aboutit. Cependant, une déviation fréquente de son utilisation⁴ consiste en l'adoption d'une attitude expérimentale naïve due à la faiblesse du corps de connaissances sur lequel repose les hypothèses étude de systèmes arbitrairement unifonnisés, selon un faible nombre de descripteurs et de méthodes d'observation (avec pour conséquence une part

L'échino, vous connaissez? Conception/réalisation: Josette Bos. Conseil scientifique: Pr. D. Dr. S. Bresson-Hadni, Dr. J.Ph. Meyer, P. Giraudoux. Atelier Audiovisuel de la Ville de Besançon. Communauté de Travail du Jura, 1990 ©. 35 mn.

- 2 L'approche systémique est définie par Joël de Rosnay (1975) comme "une approche globale des problèmes ou des systèmes (...), se concentrant sur le jeu des interactions entre les éléments". Dans les cas les plus l'analyse du système à étudier précède les phases de modélisation et de simulation. Cette dernière étape, confrontée à la réalité, sert de base à une modification éventuelle du modèle de départ. La répétition de cette procédure conduit à rendre le modèle de plus en plus performant dans sa symbolisation du réel et ses prédictions. En ce sens la démarche s'apparente à la logique hypothético-déductive de Popper (1985), le modèle étant alors remplacé par l'hypothèse explicative. Si le système comporte trop de paramètres, il se prête mal à la modélisation. On peut alors, rejoignant en cela K. Popper, se tourner vers des modèles d'hypothèses (théories) dont les prédictions sont réfutables par l'expérience. La phase d'analyse consiste à "définir les limites du système", "à identifier les éléments importants et les types d'interaction entre ces éléments, puis à déterminer les liaisons qui les intègrent en un tout organisé". Le contenu du présent mémoire s'attache à contribuer à cette étape primaire incontournable.
- 3 L'origine de ce pari n'est pas mystérieuse: à l'issue d'un stage de DEA sur le modèle "Chouette effraie", j'avais ressenti assez "durement" les limites d'une approche de biologie des populations centrée sur une seule espèce (Chanson *et al.* 1988, Giraudoux *et al.* 1990). Les discussions nombreuses, animées et fructueuses, tant au sein du laboratoire de la Faune Sauvage qu'avec ses partenaires scientifiques et techniques, m'ont conforté dans l'idée qu'il est nécessaire d'explorer des voies de recherches prenant en compte réellement la complexité de l'environnement biologique d'une population.
- 4 Le caractère abusif de cette attitude, n'a en fait rien à voir avec la philosophie épistémologique de Karl Popper, comme le montre la lecture des textes originaux qui la fonde (Popper, 1985), et dont est extrait l'exergue du chapitre.

importante de variations qualifiées d'aléatoires, faute de mieux). A l'extrême, cette option s'accompagne du développement d'études des seules qualités de l'outil de mesure lui-même, exclusivement d'une réelle réflexion sur ce que l'on mesure et sur le degré de précision possible et nécessaire Oevel of measurement in Siegel 1956). De ces choix découle alors l'utilisation exclusive et sans nuance de modèles statistiques classiques, pour l'étude de systèmes simplifiés *a priori* en fonction de contraintes arbitraires imposées par l'outil de mesure, en négligeant la question des échelles d'investigation, ou la complexité des distributions, toutes deux si importantes en écologie (Allen et Starr 1982, Grubb et Whittaker 1990). La deuxième approche (induction) se situe dans un autre contexte de démonstration: elle accepte d'emblée la complexité. Prenant en compte un grand nombre de descripteurs selon des méthodes variées d'observation, elle s'écarte des voies statistidennes classiques et oblige à traiter d'événements dont il est parfois difficile de démontrer qu'ils ne sont pas aléatoires si on les considère isolément². Si elle ne possède pas la force démonstrative de la première méthode, elle permet d'élaborer un cadre théorique qui n'est pas pour autant antiscientifique comme nous le montrent de nombreux exemples de l'histoire des découvertes (Giordan, 1987), dont celle de l'évolution! Ce cadre est même le préalable indispensable à l'énoncé de prédictions réfutables qui lui donnent sa valeur scientifique (Popper, 1985), et qui peuvent alors être valablement testées par la première méthode.

Le défi posé par GemmeJ à propos de l'échinococcose alvéolaire (*cf supra*) nous affronte directement aux enjeux actuels de la biologie des populations, déjà formulés par Legay et Debouzie (1985) : "accepter de formuler toute une série de problèmes en termes complètement différents, obtenir des données sur des bases nouvelles (. J, enfin interpréter ces résultats quantitatifs et qualitatifs dans des conditions statistiques souvent inhabituelles". Il induit d'assumer la complexité du vivant. Si l'on veut dépasser l'écologie descriptive d'objets ou de structures, pour arriver à une typologie des relations ou des dynamiques, il semble nécessaire de ne pas rejeter trop vite l'approche inductiviste mais bien de s'appuyer sur plusieurs stratégies de recherche en ce qu'elles ont de radicales: quand on ne peut faire autrement sans réduire arbitrairement et outrancièrement le système étudié, il est indispensable de le considérer dans son ensemble. La récolte de données rendant compte de cette complexité est alors privilégiée en jouant sur la "multiplicité des critères pour asseoir un fait scientifique" (Blondel 1986), ou plus précisément pour bâtir une théorie prenant d'emblée en compte le plus grand nombre de faits observables. Ceci implique souvent des temps d'observation longs pour les populations subissant des changements interannuels, et la stricte adaptation des outils d'observation aux échelles pertinentes d'étude. En n'étudiant que des univers simplifiés de manière hâtive et contestable; on obtient des certitudes non extrapolables et on considère alors comme un bruit de fond le jeu simultané des nombreux éléments déterminant le fonctionnement même du système. Dans ce dernier cas, il est habituel de poser *a priori* que dans l'alternative où des variations de grandeurs peuvent être (1) biologiquement expliquées dans un système cohérent ou (2) attribuées statistiquement "au hasard", c'est systématiquement la deuxième hypothèse qui prévaut ! La découverte du chaos déterministe par des équipes qui se sont intéressées spécialement au bruit de fond (Eckmann et Mashaa1991, May 1991), illustre l'arbitraire de l'acceptation sans nuance, et parfois même aveugle, de l'hypothèse nulle à un seuil déterminé³. Les exemples foisonnent en biologie de réalités incroyablement improbables (dont notre propre existence !). Combien de pistes de recherche ont été abandonnées ainsi trop vite, et de quel prix le payons nous actuellement ? Le caractère scientifique d'une recherche, la valeur d'une théorie, tient moins à l'un ou l'autre choix dans la procédure d'étude, qu'à la production ultime de prédictions risquées et réfutables (Popper, 1985 : p 64-65).

On peut également citer Cochran in Frontier (1983) : "the purpose of sampling theory is to make sampling more efficient. It attempts to develop methods of sample selection and of estimation that provide, at the lowest possible cost, estimates that are precise enough for our purpose".

- 2 C'est particulièrement vrai (1) dans toute situation où des événements sont observés à des échelles de temps importantes, comme par exemple chez beaucoup de vertébrés dont les cycles démographiques s'étendent sur plusieurs années (rongeurs, Chouette effraie, etc.), et dont l'environnement peut lui-même changer (utilisation de l'espace agricole, cinétique des autres espèces, etc.) et (2) dans tout système dans lequel la fréquence de mesure est élevée et les perturbations qu'elles apportent sont importantes.
- 3 Wiegert (1988) souligne le caractère utilitaire de l'hypothèse nulle dans l'évaluation statistique des résultats d'une prédiction, et les limites de cette évaluation dès lors qu'on veut expliquer le phénomène en terme de causalité biologique: "unfortunately, () most ecologists were exposed in their () to only one usage of hypotheses, that which is employed in statistics (), the null hypothesis which says that there is no explanation; the observed facts can be result of chance. This is an extremely powerful tool in evaluating the results of observation/experiment. but contribute nothing toward the explanation and thus toward theoretical progress in a science".

Il semble donc vital de ne pas céder à un quelconque totalitarisme d'école, que Meirieu (1990) définit parfaitement comme *"une pensée incapable de se comprendre elle-même comme un appauvrissement méthodologique de la réalité, et qui ne pouvant supporter l'existence de ce qu'elle a décidé de ne pas prendre en compte, cherche à la réduire, voire à l'anéantir"*. L'épistémologie fait prendre conscience de l'éventail des stratégies de raisonnement possibles, de leurs avantages, de leurs inconvénients, et en résumé aide à situer, puis à réguler des procédures de travail. L'élaboration de recettes méthodologiques naïves, sacrifiées aux modes, et mécaniquement appliquées est à l'opposé de cette attitude. Plus que la démarche elle-même c'est la Juddité sur la démarche qui doit prévaloir, qui seule pennet d'assumer cette tension entre plusieurs choix apparemment contradictoires. Cette tension est féconde: le scientifique n'accède pas à la réalité, mais gère des conflits de représentation selon un nombre minimal de règles, afin que sa vision du monde soit le moins possible démentie par les faits. Le chercheur et l'enseignant suivent donc à la fois Bachelard dans son concept d'obstacle épistémologique, *"on connaît contre une connaissance antérieure, en détruisant des connaissances mal faites, en surmontant ce qui dans l'esprit même, fait obstacle à la spiritualisation"*, et Piaget qui montre qu'on ne peut réorganiser son système de représentation que par la *"décentration"*, c'est à dire la capacité à gérer rationnellement deux systèmes conflictuels de représentation, de manière à réorganiser l'un pour intégrer les éléments apportés par l'autre (Meirieu 1990). J'ai donc essayé de ne pas enliser ce travail dans cette *"querelle des Anciens et des Modernes"* (Blondel 1986). Mon seul choix a priori est de ne rejeter aucune des démarches possibles (entre autres mais principalement la déduction et l'induction), et de privilégier l'une et l'autre pour essayer de donner sens à des relations déduites de notre vision d'un système dynamique, appauvrissement inévitable de la réalité. Conformément à la pensée de K. Popper (1985), le plus important est que d'autres échafaudages continuent d'être construits, et que la dialectique qui peut surgir de futures confrontations soit propre à augmenter la cohérence de notre perception du réel et donc à faire avancer la connaissance¹.

Secondairement, il est probable que ce choix soit aussi celui d'un enseignant des sciences en excursion dans la science qui se fait: curieux de voir fonctionner in situ les opérations mentales dont j'assure la transmission didactique -déduction, induction, analogie, dialectique, divergence, etc.-, j'ai besoin d'en éprouver les possibilités et les limites !

Figure 2 - Distribution mondiale de l'échinococcose alvéolaire.

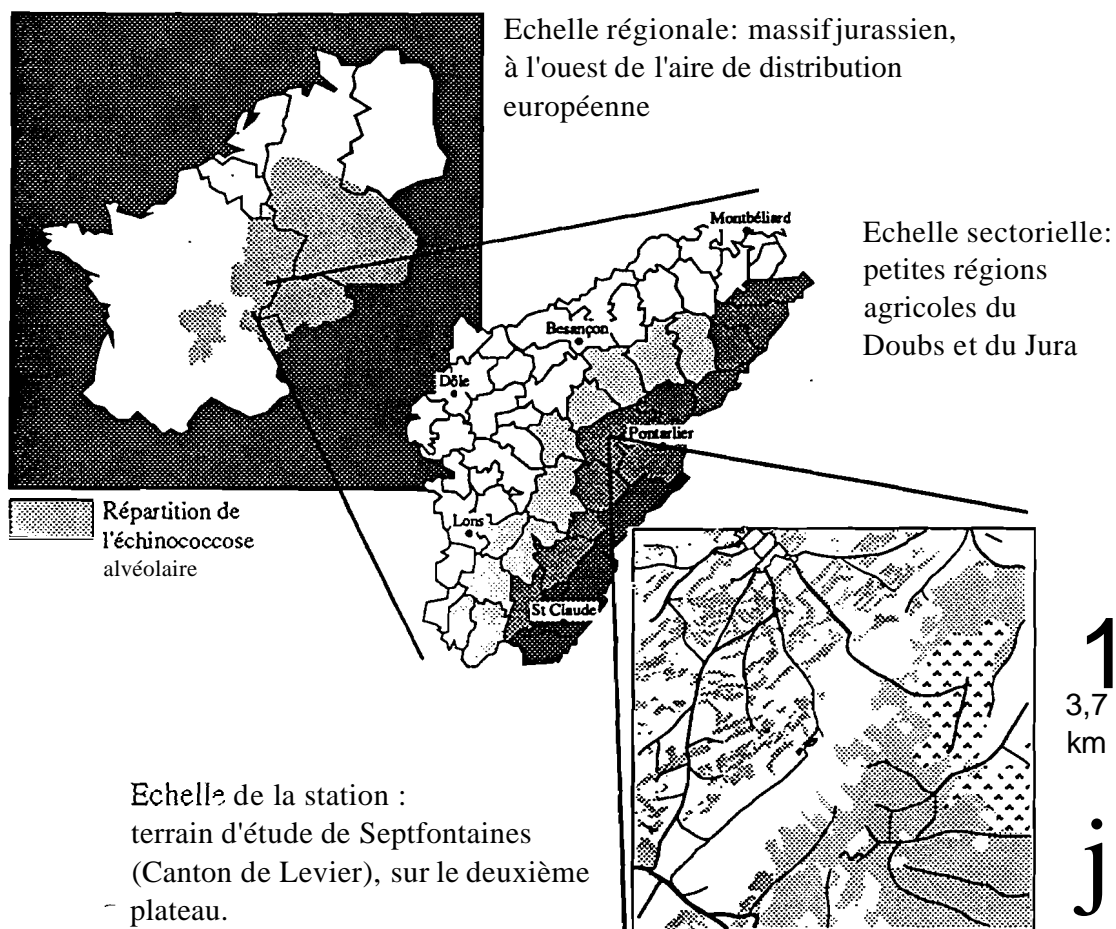
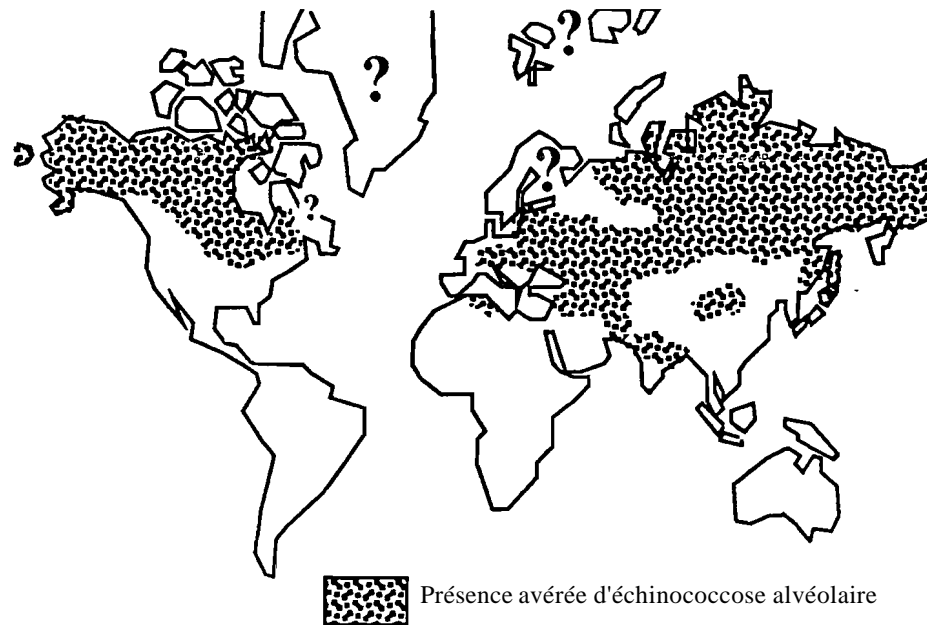


Figure 3 - Distribution ouest-européenne de l'échinococcose alvéolaire. L'étude de la parasitose en Franche-Comté oblige à prendre en compte au moins deux échelles significatives supplémentaires.

2. POSITION DU PROBLEME EN FONCTION DES NIVEAUX DE PERCEPTION DU CYCLE.

Chaque niveau peut être nommé de différentes façons: le tableau 1 résume les équivalences admises. Dans ce mémoire, c'est le vocabulaire habituellement utilisé en écologie qui a été retenu (Blondel, 1979). Une discussion sur l'étude de l'échinococcose alvéolaire en fonction des différents niveaux de perception a fait l'objet d'une publication (Delattre *et al.* 1991). Dans ce chapitre, je n'en reprendrai que les principales conclusions pour dégager les "questions en suspens" qui seront traitées id.

Etendue	Echelles d'intervention du paysagiste <i>d'après Freyria</i> non publié	Niveaux de perception de l'écologie <i>d'après Blondel,</i> 1979	Divisions administratives françaises
n x 1000 km		continent	
n x 100 km		région	nation région
n x 10 km	pays	secteur	département canton
n x 1 km	site	biotope	commune
n x 100 m	terroir		
n x 10 m	lieu	station	parcelle
n x 1 m	monument	micro-biotope	

Tableau 1 - Equivalences retenues pour définir les différents niveaux de perception retenus. "Ils sont interdépendants et mutuellement générateurs de nouvelles hypothèses de travail. A chaque niveau, les faits observés et les généralisations qu'on peut en tirer ne sont pas de même nature, mais tous chacun pour sa part, à l'édification d'un même pan de connaissance" (Blondel, 1979).

2.1. NIVEAU CONTINENTAL

La répartition de la maladie est étudiée à travers la distribution des cas humains et vulpins: l'échinococcose alvéolaire est limitée aux zones froides de l'hémisphère nord (régions septentrionales et montagnes) : voir figure 2. Cette distribution montre l'importance d'un facteur lié au froid dans la réalisation du cycle. Elle montre également que la zone franc-comtoise d'étude est en situation quasi-péninsulaire par rapport aux foyers orientaux.

2.2. NIVEAU RÉGIONAL ET SECTORIEL

2.2.1. DONNÉES GÉNÉRALES

Les études faites à une échelle plus grande montrent soit des absences inexplicables, soit des présences expliquées par des facteurs écologiques différents selon les régions (figure 3).

L'absence apparente de cas d'échinococcose alvéolaire dans les Pyrénées (montagnes présentant des étages de végétation équivalents à d'autres régions contaminées) ou en Norvège, Suède et Finlande est à cet égard frappante : doit-on l'interpréter comme une absence de révélation (pas de contamination humaine du fait de

modes de vie différents des gens, et donc pas de recherche spécifique du parasite chez le renard ou les rongeurs), ou comme une réelle absence? Dans ce dernier cas, quels en sont les facteurs explicatifs puisque les conditions climatiques et biocénétiques sont apparemment comparables à d'autres régions contaminées ?

Dans les foyers ouest-européen, la faible prévalence de l'échinococcose chez les rongeurs pose des problèmes techniques liés à l'échantillonnage des populations (généralement comprise entre 1 000 et 1 %, elle ne dépasse qu'exceptionnellement 1-3 % : revue *in* Grisot 1990). La présence de la maladie à échelle régionale n'est donc étudiée le plus souvent qu'à travers le renard, même si quelques données éparses sur les carnivores domestiques et sur l'infestation de certaines espèces de rongeurs permettent d'étendre indirectement notre information. L'étude de l'infestation du renard roux dans le Massif Central (Gilot *et al.* 1988), montre l'importance de la composition végétale. La présence de l'échinococcose alvéolaire est alors liée à la série du hêtre et du sapin (étage montagnard à faciès humide). Cette distribution n'est pas observée dans le Doubs (Grisot 1990), où les plus fortes prévalences sont observées de l'étage collinéen (vallée du Doubs) à l'étage montagnard supérieur (Haute Chaîne du Jura). Des captures de rongeurs infestés ont également pu être réalisées à toutes les altitudes dans ce département (Hauin *et al.* 1980, Boussinesq *et al.*, 1986, Delattre *et al.* 1988, 1990).

L'importance de la notion de "paysage" dans le fonctionnement du cycle a été soulignée récemment dans une étude alsacienne (Pessan et Carbenier 1989), qui montre l'importance de structures semi-bocagères à vastes zones boisées (30 % de la surface), dans le maintien de l'enzootie. Ces structures peuvent être réalisées dans de multiples groupements végétaux. La question est donc posée de savoir si les conclusions de Gilot *et al.* 1988 doivent se rapporter à la limitation géographique d'un type paysager qu'on rencontrerait dans le Massif Central uniquement dans la série du Hêtre et du Sapin, ou s'il s'agit d'une distribution encore plus restrictive de la maladie, en limite extrême de son aire de répartition occidentale.

D'autres influences s'exercent cependant comme le révèle l'absence (Iakutia, Sibérie : Isakov 1982 *in* Rausch 1986) ou au contraire l'existence de variations saisonnières de prévalence chez les renards. Dans ce dernier cas, et selon les régions ou les époques, les hautes incidences peuvent être observées en hiver et au début du printemps (Franche-Comté, France : Grisot 1990), au printemps (Géorgie soviétique : Kurashvili 1964) au printemps et en été (North Dakota, U.S.A. : Kritsky and Leiby 1978), ou en automne (St Lawrence Island, Alaska : Rausch 1986 ; Iakutia, Sibérie: Gubanov 1964 *in* Rausch 1986). En Alaska, ces variations sont attribuées aux changements saisonniers de régime alimentaire des renards (*Alopex lagopus*), séparés par la neige de leurs proies (*Microtus*, *Lemmus* et *Clethrionomys*) (Rausch, 1986). Mais cette interprétation ne peut-être étendue aux régions où la neige est moins abondante et où les hautes prévalences vulpines de la maladie sont observées en hiver ou au printemps.

Des variations interannuelles sont également soupçonnées (Grisot, 1990) que les auteurs lient à une augmentation de la population de renards : une augmentation de la prévalence est ainsi observée dans les régions occidentales de l'aire de répartition (Cantat 1984, Schott et Müller 1989).

L'ensemble de ces considérations laissent penser que le déterminisme du maintien du cycle parasitaire tient à un ensemble de facteurs qu'il est très difficile d'isoler à cette échelle.

2.2.2 DONNÉES FRANC-COMTOISES

Elles peuvent être résumées schématiquement de la façon suivante :

Chez l'Homme:

Meyer (1988), Vuitton *et al.* (1990) distinguent:

- une zone de basse endémie où les cas humains sont peu nombreux et leur répartition aléatoire (majeure partie de la et éventuellement le Territoire de Belfort, le caractère urbain de ce département limitant la pertinence de son classement) ;
- une zone de haute endémie qui couvre la quasi-totalité du Doubs et le Jura montagneux. La distribution géographique des cas humains y est fortement agrégative bien qu'on ne puisse constater de cas familiaux d'échinococcose. Ceci montrerait qu'il existe des zones de la taille d'un au de quelques cantons (échelle sectorielle) à "haut-risque" (relation d'infestation, et que les variations inter-individuelles de résistance à la maladie seraient importantes chez l'homme (ceci étant confirmé par la détection d'un certain nombre de personnes faussement positives lors de diagnostics sérologiques).

- une zone d'hyper-endémie s'étend du Canton de Levier au Jura Suisse dans des secteurs où la prévalence humaine (= nombre de cas apparents) devient considérable pour cette maladie (10 cas diagnostiqués depuis 1960 pour 7117 habitants, dans le seul Canton de Levier).

Il a également été montré que les agriculteurs étaient sur-représentés d'un facteur 6 à 10 dans la population atteinte d'échinococcose, ce qui conduit à conclure que le mode de vie de ces derniers les expose particulièrement à contracter l'échinococcose alvéolaire. L'homme est cependant un mauvais marqueur de la maladie à échelle de temps courte (année ou quelques années) : celle-ci se développe plusieurs années après l'infestation, et la présence d'un patient en un lieu donné, même si l'on peut avérer sa sédentarité, ne permet pas de confirmer que le cycle continue à fonctionner dans son environnement au moment du diagnostic.

Chez le renard :

L'ensemble du département du Doubs présente des prévalences parmi les plus importantes notées dans la littérature (tableau 2), ce qui, au plan géographique recoupe les observations faites sur la localisation des cas humains. Grisot (1990) a mis en évidence des variations de la prévalence selon le temps à deux échelles :

- interannuelle : la période 89-90 semble montrer une prévalence 1,5 à 2,5 fois plus élevée que la période 84-86.

- saisonnière: la période mai-septembre présente une prévalence moyenne plus faible (23,1 %) que celle qui s'étend d'octobre à avril (39,8 %). Cette différence est interprétée comme plutôt due au recrutement des jeunes renards, moins infestés que les adultes, dans la population.

Tableau 2 - Prévalences d'*Echinococcus multilocularis* chez le renard, selon les régions (d'après Rausch 1986 et Grisot 1990).

PAYS	REGIONS	PREVALENCES
U.S.A	Alaska (St Lawrence Island)	40 à 100 %
	Dakota, Nebraska, Minnesota, Iowa, Illinois	16 à 40 %
U.R.S.S	Sibérie, Yakoutie	13 à 70 %
IRAN	Azerbaïdjan	10 %
R.F.A	Schwabische Alb, Sud Wurtemberg, Würtemberg-Miuelhessen, Rheinland-Pfalz, Hessen, Bayern, Freiburg, Heidelberg, Kassel, Hannover, Tübingen	1 à 20 %
SUISSE	Thurgau, Zürich. Bern	0,4 à 40 %
FRANCE	Auvergne	9 %
	Lorraine	13 à 26 %
	Haute-Savoie	24 à 43 %
	Franche-Comté	8 à 40 %

Chez les :

Outre les données qui concernent *Microtus arvalis*, *Clethrionomys glareolus* et *Pitymys subterraneus* sur le 2^o plateau du Haut-Doubs à un niveau inférieur de perception, celui du biotope (cf infra), la présence du Ténia échinocoque a été prouvée dans presque tous les secteurs géographiques du Doubs où ont été opérés des échantillonnages de rongeurs: *Arvicola terrestris* a été trouvé infesté aux environs de Chapelle d'Huin et Boujailles, (2^o plateau du Ht Doubs -850 m alt., près de Levier), vers Fontain (bordure du 1^o plateau -450 m alt. : Defaut, com. pers.) et dans la vallée du Doubs (250 m alt., Houin *et al* 1980). Le rat musqué, *Ondatra zibethicus*, a été trouvé infesté dans la région de Delle, Territoire de Belfort (Boussinesq *et al.* 1986).

2.2.3 QUESTIONS EN SUSPENS

La Franche-Comté est une région située à la limite de l'aire européenne de répartition de la maladie : le département du Doubs est encore en zone de haute endémie, alors que la plus grande part des autres départements se situe déjà en zone de faible endémie. Cette position est limite à deux échelles: continentale (ouest de la péninsule d'infestation) et régionale (ouest de la zone d'infestation bavaro-jurassienne). *L'étude de Grisot sur le renard méritait donc d'être complétée par une analyse de la distribution spatio-temporelle de l'infestation du renard dans un département assurant la transition entre la zone de haute endémie orientale, et les zones quasi-indemnes situées à l'ouest. Cette étude est possible dans le Jura suite aux analyses effectuées de 1984 à 1986 par le Laboratoire Vétérinaire Départemental.*

Par ailleurs, dans les zones de haute endémie vulpine du Doubs, certains cantons semblent indemnes de cas humains alors que l'infestation locale des renards ne permet pas d'expliquer ce fait. La question qui se pose est donc de savoir pourquoi là où le cycle sauvage semble réalisé maintenant (l'était-il jadis ?), on n'observe pas d'infestation humaine. Compte-tenu de la faible prévalence de la maladie chez l'homme, on ne peut imputer le hasard, ce qui serait une manière déguisée d'éviter d'approfondir le problème dans une zone où la répartition agrégative des cas humains est patente. *On peut par contre se demander si les conditions globales d'environnement sont les mêmes d'un canton à l'autre. Celles-ci peuvent être traduites à travers des descripteurs d'occupation de l'espace fournis par le Recensement Général Agricole et l'I.N.S.E.E.. Nous avons donc essayé de savoir si ceux-ci pouvaient correctement classer les cantons atteints par l'échinococcose alvéolaire humaine.*

2.3. NIVEAUX DU BIOTOPE ET DE LA STATION

La plupart des études à ces échelles sont faites sur l'infestation des rongeurs : en effet leurs faibles capacités de déplacement (quelques centaines de mètres, au plus) en font des marqueurs de choix de la maladie, au contraire des hôtes définitifs (renard en particulier).

2.3.1. LES RONGEURS

L'échinococcose alvéolaire montre une faible prévalence chez les rongeurs (env. 0,1 % des campagnols des champs au niveau d'une zone de 1400 ha), la maladie semble se focaliser dans quelques stations privilégiées où un retournement du sol peut s'effectuer soit lors de labours, soit par le piétinement du bétail (Delattre *et al.* 1988, 1990). Dans ces zones et au niveau de la station, la prévalence peut dépasser 10 % des rongeurs. L'hypothèse avancée par notre équipe est que l'enfouissement des crottes de carnivores porteurs (renard, chien, etc.) favoriserait la survie des œufs de *Ténia*, sensibles à la dessiccation, et augmenterait ainsi leur probabilité de contaminer un rongeur. D'autres hypothèses peuvent être imaginées, concernant par exemple l'action de la faune du sol dans les zones couvertes. En l'état actuel des recherches, cette focalisation s'applique à *Microtus arvalis* et probablement *Pitymys subterraneus* et *Clethrionomys glareolus*. Le manque de données ne nous permet pas de savoir si l'infestation d'*Arvicola terrestris* s'effectue sur le même modèle. Enfin, le fait que Boussinesq *et al.* (1986) aient pu mettre en évidence dans la région de Delle (Territoire de Belfort) l'infestation d'*Ondatra zibethicus*, rongeur fouisseur et aquatique, et ce malgré une relativement faible pression d'échantillonnage, pourrait confirmer que l'humidité de l'environnement est un facteur favorisant la pérennité du cycle.

A ces gradients spatiaux s'ajoutent des variations saisonnières de prévalence: Delattre *et al.* 1988, par une étude de structure d'âge de population de *Microtus arvalis*, montrent que les rongeurs atteints d'échinococcose alvéolaire se sont infestés dans une période qui s'étend (en première approximation) d'octobre à avril sur notre zone d'étude.

2.3.2. LE RENARD ET LES AUTRES CARNIVORES

Les études sur le renard revues in Artois 1989, montrent le grand ubiquisme de l'espèce. Aucune étude spécifiquement orientée sur la transmission de l'échinococcose alvéolaire au niveau du biotope n'a cependant été menée. Une seule (Artois et Stahl, 1989) intègre simultanément l'étude (1) de l'abondance des rongeurs selon les différents habitats et (2) des restes de proies trouvées dans les fèces, en Lorraine, région pauvre en proies alternatives (cas général des régions où sévit l'échinococcose en Europe occidentale). Elle conclut à la faible exploitation des rongeurs forestiers, au contraire du campagnol des champs (*Microtus arvalis*), espèce des milieux prairiaux. Artois *et al.*, 1990 montrent de plus par télémétrie l'utilisation généralement plus intensive des milieux ouverts, surtout la nuit et en été, dans cette même région.

Grisot (1990), suggère que l'infestation des renards serait observée par "foyers". Suite aux campagnes de tirs de

nuit dans le Doubs (lune contre la rage), l'étude comparée des groupes de renards tués la même nuit dans la même station, montre que les lots où plusieurs animaux sont infestés, en regard de ceux où aucun animal ne l'est, sont statistiquement sur-représentés.

La mise en évidence de l'infestation de chiens ou de chats dans l'aire de distribution ouest-européenne de l'échinococcose (Bade-Würtemberg : Eckert *et al.* 1974 ; Haute-Savoie: Contat 1984, Prost 1988 ; Petavy *et al.*, 1988) montrent que les œufs d'échinocoques peuvent rapprocher de l'homme par l'intermédiaire des animaux domestiques.

2.3.3. LA DYNAMIQUE DU CYCLE

Elle s'inscrit dans la relation prédateur/proie qui permet au ténia de passer d'un hôte à un autre et d'assurer ainsi la survie de l'espèce. L'ensemble des considérations à-dessus font qu'au niveau du biotope (quelques milliers d'hectares), on peut penser que le cycle fonctionne ainsi:

1 - Fonctionnement d'un cycle sauvage, fondé sur le **renard** (hôte définitif) et plusieurs espèces de rongeurs (hôtes intermédiaires). Théoriquement, et dans la zone biogéographiquement favorable, ce cycle ne pourrait se maintenir que si :

C1) existe une population de renards infestés qui fréquente les milieux où vivent des densités appréciables de rongeurs contaminables, et qui consomme ces derniers;

(2) existe une densité appréciable de rongeurs sensibles à l'infestation, réalisée soit par le maintien à densité élevée d'une seule espèce, soit (et c'est le cas le plus probable) par les variations de densité asynchrones de plusieurs espèces de rongeurs contaminables (par exemple : *M. arvalis*, *A. terrestris*, etc.) (Delattre *et al.* 1990) ;

(3) existent des micromilieus favorables à la conservation des œufs (quels qu'en soient les facteurs explicatifs: humidité/température ou faune du sol).

n - Dans ce contexte, la contamination humaine se ferait:

(1) par l'intermédiaire d'animaux domestiques (chien ou chat) ou d'animaux sauvages élevés (renard) ayant consommé des rongeurs sauvages contaminés. L'existence d'un cycle villageois entre carnivores domestiques et rongeurs du village et de ses environs immédiats est d'ailleurs envisageable ;

(2) par consommation de végétaux crus (salades, pissenlits, etc.) souillés par les fèces de carnivores sauvages ou domestique.

2.3.4. QUESTIONS EN SUSPENS

Nous nous sommes attachés à répondre à deux questions principales :

Des gradients d'infestation se manifestent chez les rongeurs au niveau du biotope et de l'année. Ces gradients peuvent-ils être critiques pour le maintien de la parasitose dans les populations d'hôte intermédiaire? Autrement-dit, existe-il des situations où la parasitose ne pourrait se maintenir faute d'hôte intermédiaire en densité suffisante dans les milieux favorables? Nous avons essayé de répondre à cette question par l'analyse de la cinétique des peuplements de rongeurs sur le terrain d'étude de Sepfontaines.

Le mode de fréquentation de ces biotopes par les carnivores (principalement le renard) peut-il lui aussi induire une rupture (ou un renforcement) du cycle, soit lors de la prédation, soit lors de la défécation? Nous avons essayé de répondre à cette question en mettant en œuvre un certain nombre d'outils de suivi de l'activité des renards (pistage sur neige, parcours fèces, comptage au pbare, analyses de régime alimentaire) et secondairement d'autres carnivores (parcours fèces, comptage au pbare), pour essayer de comprendre les réponses d'un peuplement de carnivores opportunistes face aux variations spatio-temporelles d'effectifs de leurs proies principales.

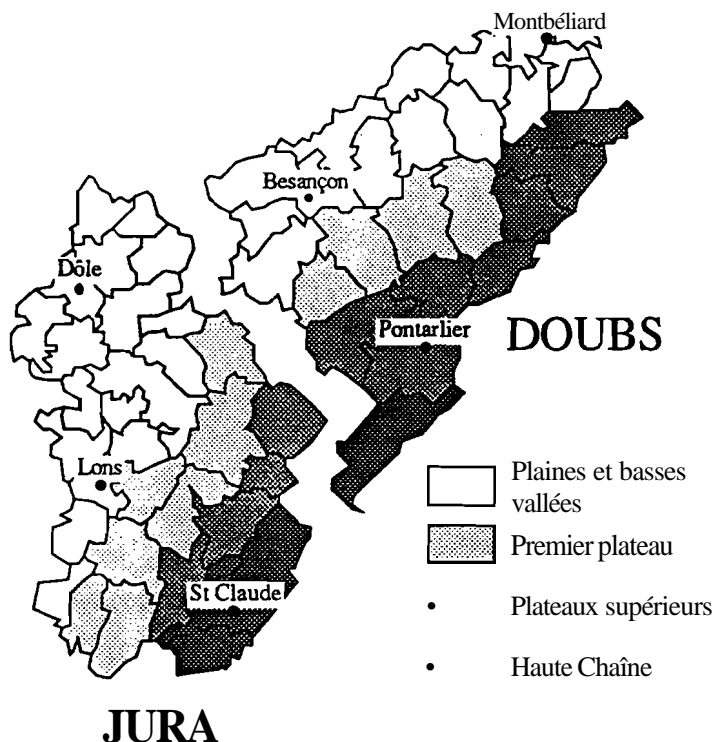


Figure 4 - Secteurs géographiques du Doubs et du Jura.

Tableau 3 - Prévalences de l'Echinocose alvéolaire vulpine dans le département du Jura (campagne d'étude 1984-1989); données fournies par le Laboratoire Vétérinaire Départemental). les valeurs du χ^2 , ou des probabilités exactes de Fisher, sont mentionnées entre les cases (au risque 0,05: n.s. = valeur non significative, sign. = valeur significative).

Campagne 1984 - 1989		Mai Septembre	Octobre Avril	12 = 10 : sign. $\chi^2 = 0,02$: n.s. .. $\alpha = 0,37$: n.s.
SECTEURS D'ALTITUDE ↑ ↓	Plaines et basses vallées (200-400 malt.)	159	8.6% 6+64 11+78 $\chi^2 = 0,26$: n.s.	
	Premier plateau (400-700 malt)	70	31.3 % 10+22 11+27 $\chi^2 = 0,00$: n.s.	
	Plateaux supérieurs (700-900 malt)	16	10.0 % 1+9 1+5 a-O,S : n.s.	
	Haute-Chaîne (900-1400 malt.)	26	0.0% 0+13 4+9 a = 0,05 : n.s.	
	EFFECTIFS	125	146	

3. NIVEAU RÉGIONAL: ÉTUDES COMPLÉMENTAIRES DES CAS VULPINS ET HUMAINS

3.1. DISTRIBUTION DE L'ÉCHINOCOCCOSE ALVÉOLAIRE VULPINE DANS LE JURA, ET COMPARAISON AVEC LE DOUBS.

3.1.1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Dans le cadre du suivi épidémiologique de la rage de nombreux cadavres de renards sont acheminés au Laboratoire Vétérinaire Départemental du Jura, où sous la direction de Marc Morand sont réalisées différentes analyses. Dans la plupart des cas, il s'agit du résultat de tirs de nuit pratiqués par les gardes de la Fédération de Chasse. L'état du cadavre permet la recherche du *Ténia échinocoque* dans le duodénum.

Deux campagnes de dépistage ont été effectuées, l'une d'octobre 1975 à octobre 1976 dont les résultats ont été publiés par Boissieu et Morand (1981), l'autre débutée en avril 1984 se poursuit actuellement. Les données ont été fournies selon un découpage cantonal et mensuel. Une nouvelle analyse des données de base de la première campagne a été pratiquée en les groupant selon leur secteur géographique d'origine. De la deuxième campagne, seules sont considérées ici les analyses pratiquées du printemps 1984 au printemps 1989. 271 d'entre elles contribuent à un classement saisonnier et cantonal. Les résultats complets du Doubs (Grisot 1990) et du Jura arrêtés au printemps 1991, feront l'objet d'une publication collective ultérieure.

La recherche du *Ténia* s'est faite par examen direct du duodénum lors de la première campagne, par raclage des muqueuses et décantation (technique détaillée *in* Grisot, 1990) lors de la deuxième.

Une diminution estivale de la prévalence étant soupçonnée dans le Jura (Boissieu et Morand, 1981) et observée dans le Doubs (Grisot, 1990), les résultats d'analyse d'animaux prélevés de mai à septembre ont été séparés de ceux prélevés d'octobre à avril.

L'effectif moyen de renards capturés sur chaque canton jurassien est de 8,5 (maximum 18 ; minimum 1). La relative faiblesse de ces effectifs, ainsi que leur répartition inégale d'un canton à l'autre rend impossible les comparaisons inter-cantonales. Des regroupements ont donc été effectués selon 4 secteurs géographiques (figure 4) : (1) les plaines et basses vallées; (2) le premier plateau; (3) les plateaux supérieurs; (4) la Haute-Chaîne.

Les résultats du Doubs ont été présentés par Grisot (1990) et ne seront repris ici qu'en comparaison avec ceux du Jura.

3.1.2. RÉSULTATS

Les différences inter-saisonnières de prévalence observées en plaine ne peuvent être considérées comme significatives ($X^2 = 0,26$; $\alpha = 0,6$), de même que celles observées en montagne, à l'exception peut-être de la Haute-Chaîne (tableau 3). Les faibles effectifs en cause et le fait que l'infestation des renards soit souvent observée par "foyers" (Grisot, 1990) rendent toutefois précaire cette dernière distinction.

Que l'on conserve ou non la séparation saisonnière, la comparaison de proche en proche des différents secteurs conduit à grouper les secteurs d'altitude pour les opposer au secteur de plaine. Globalement, la prévalence moyenne observée en plaine (env. 12 %) est significativement différente de celle observée en altitude (env. 24 %) ($X^2 = 7,7$; $0,01 > \alpha > 0,001$).

La comparaison des résultats de la campagne 75-76 avec ceux de la campagne 84-89 montre que les prévalences observées en plaine sont faibles (respectivement 11,8 et 12 %, $n_{75-76} = 57$; $n_{84-89} = 159$) et ne présentent pas de différences significatives. La prévalence observée en montagne au cours de la campagne de 75-76 (3,7 %), fondée sur de faibles effectifs ($n_{75-76} = 27$), n'est pas significativement différente de celle observée en plaine à la même époque. A un risque inférieur à 0,05, elle est cependant significativement différente de celle observée en montagne en 84-89 (24,1 %, $n_{84-89} = 112$).

3.1.3. DISCUSSION ET CONCLUSION

Pris dans leur ensemble, les résultats du jura opposent un secteur de plaine à faible prévalence à un secteur d'altitude à prévalence relativement plus élevée.

Dans les deux secteurs, aucune variation saisonnière de prévalence significative ne peut-être mise en évidence. Il est toutefois délicat de conclure à une réelle absence: en effet, la figure 5 montre qu'il est pratiquement impossible d'obtenir des différences significatives, même entre des échantillons d'effectifs relativement élevés, dès lors que la prévalence maximale observée est faible (10-20 %).

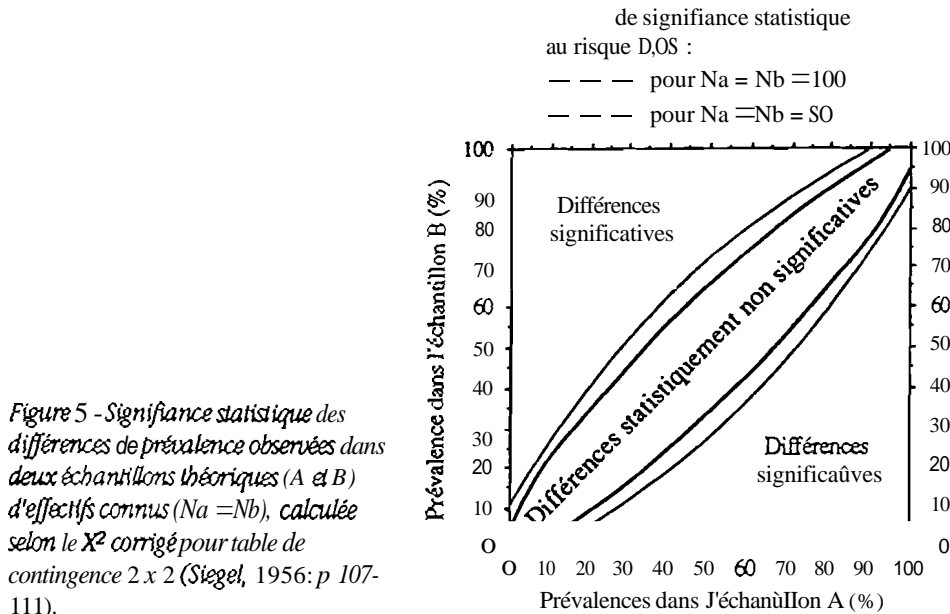


Figure 5 - Signifiante statistique des différences de prévalence observées dans deux échantillons théoriques (A et B) d'effectifs connus ($N_a = N_b$), calculée selon le χ^2 corrigé pour table de contingence 2×2 (Siegel, 1956: p 107-111).

Grisot (1990) montre que le Doubs présente des variations saisonnières de prévalence importantes. Il les interprète comme principalement dues au fait que les jeunes renards, dont le taux d'infestation est très inférieur à celui des adultes, constituent une part importante de la population à partir des mois de mai-juin. De plus, cet auteur observe que tous les secteurs écologiques du département présentent une prévalence élevée, y compris la vallée du Doubs de Montbéliard à Besançon. Ce dernier secteur est pourtant en continuité directe avec le nord-est amont du secteur "plaine et basses vallées" du jura (figure 4).

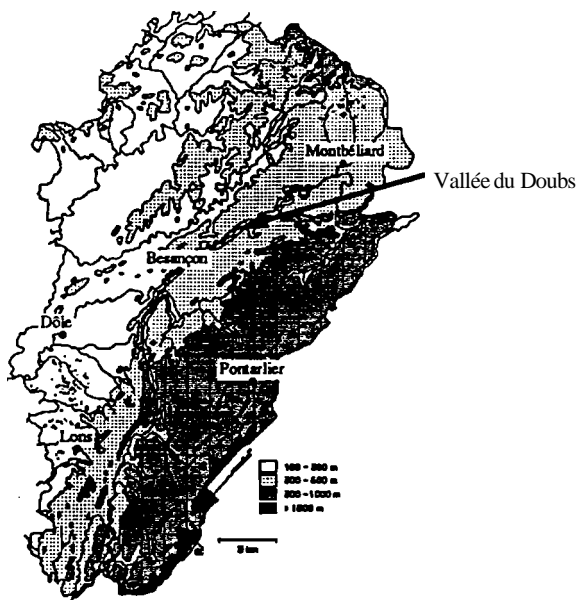
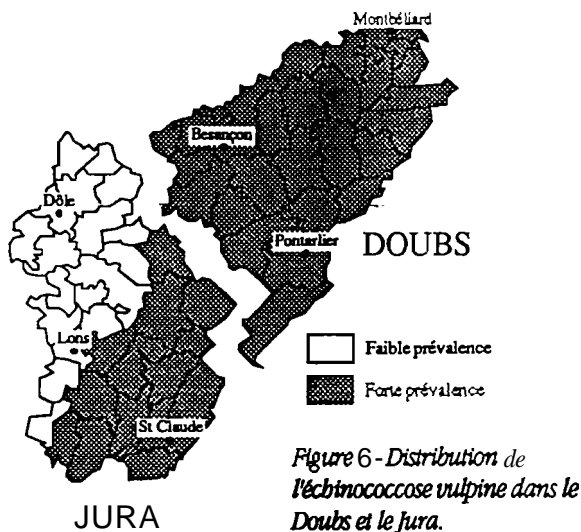
J'ai donc cherché à comparer les prévalences observées dans le Doubs et le jura de 84 à 88 selon les saisons (mai-septembre versus octobre avril) et les secteurs géographiques (secteurs de plaines versus secteurs d'altitude) :

- la prévalence estivale du Doubs (02 %) n'est significativement différente ni du secteur "plaines et basses vallées" ni du secteur d'altitude du Jura, ce qui montrerait que du printemps à l'été la transmission parasitaire subit des contraintes équivalentes dans toute la Franche-Comté.

- la prévalence hivernale élevée du Doubs (38 %) n'est pas significativement différente du secteur d'altitude du Jura (24-28 %), mais diffère significativement du secteur "plaines et basses vallées" (01-12 %) ($\chi^2 = 23,1$; $\alpha < 0,001$). Ceci indiquerait que de l'automne à l'hiver, la transmission parasitaire serait moins défavorisée en altitude et dans l'est de la région, alors qu'elle continuerait à être difficile dans les plaines de l'ouest.

L'ensemble de ces résultats conduit à considérer que le cycle vulpin de l'échinococcose fonctionnerait selon des modalités proches pour les secteurs d'altitude du Jura et l'ensemble du département du Doubs: prévalences de plus en plus élevées d'ouest en est, variations saisonnières de plus en plus marquées selon le même gradient. Le secteur plaines et basses vallées du Jura correspondrait à un secteur d'affaiblissement du flux parasitaire qui ne se manifesterait que par une prévalence perpétuellement faible à cette échelle d'espace (figure 6).

Sur la base de ce constat, nous avons cherché quels facteurs écologiques pourraient rendre compte de l'existence de ce gradient de prévalence, au moins d'un point de vue descriptif. Grisot (1990) souligne que dans le Doubs, ni les changements d'altitude, ni les changements phytologiques (de la vallée du Doubs -près



de 300 m d'alt.-, à la Haute-chaine -1400 m d'alt.-) ne coïncident avec un gradient de prévalence, contrairement à ce qui a été observé dans le Massif Central (Gilot *et al.*, 1988). La carte topographique générale de la Franche-Comté (figure 7), montre par contre que:

- dans le département du Jura, le gradient d'altitude décroissant SE-NW est superposable au gradient des prévalences marqué essentiellement par la rupture premier plateau/plaines alluviales ;

- l'environnement immédiat de la vallée du Doubs (avants-monts et faisceaux plissés de la bordure nord du premier plateau), diminue d'altitude d'est en ouest jusqu'aux plaines et basses vallées du Jura bressan. Ce gradient décroissant d'altitude NE-SW coïncide avec le gradient de prévalence observé, marqué par une rupture située probablement en aval de Besançon.

Le facteur température (plus de 80 jours de gel par an) a été évoqué pour rendre compte de la distribution de l'échinococcose humaine à l'échelle en France (Aubert *et al.*, 1986), mais malheureusement, les météorologistes ne peuvent fournir d'isothermes fiables à l'échelle du secteur (Météo. Rég. Besançon: comm. pers.). La pluviosité semble par contre rendre compte des principaux gradients de prévalence à cette échelle (figure 8). Comme la topographie dont elle est en partie le résultat, la pluviosité ne fournit que peu d'information explicative sur les conditions particulières de réalisation du cycle aux échelles inférieures (biotope, stationnelle ou micro-biotope). Mais elle pourrait être un guide utile pour la prévision des risques régionaux, la mise en place de plans d'échantillonnage et éventuellement d'interventions. Par exemple,

aucune étude de prévalence chez le renard

n'ayant été menée à ce jour en Haute-Saône, un plan d'échantillonnage pourrait prendre en compte l'isohyète novembre-mars 400 mm (ou avril-octobre 550 mm) et séparer une zone supposée à forte endémicité, d'une autre supposée à faible endémicité (figure 8).

Le découpage cantonal imposé par des raisons techniques n'est cependant pas le plus adapté à une cartographie précise des prévalences. Un canton peut parfois être partagé entre plusieurs secteurs géographiques et dans ce cas, son classement dans l'un ou l'autre est susceptible de brouiller l'information issue des différents groupements par secteur. Par ailleurs, le déplacement des renards peut être important et dépasser plusieurs dizaines de kilomètres en quelques jours, particulièrement lors de l'émancipation des jeunes (Artois, 1989). La localisation d'une infestation vulpine est une information qui ne peut être que difficilement rapportée à des échelles inférieures à celles du secteur ou d'un ensemble de biotopes. Enfin, la densité de l'espèce (moyenne européenne de 1 adulte/km², comprise entre 0,05 et 3 ou 4 selon Uoyd *et al.* in Artois, 1989) limite les effectifs prélevables. Dans cette analyse, les surfaces cantonales en cause correspondent certainement au "pixel" minimum utilisable en cartographie épidémiologique fondée sur le tir d'animaux. La précision de la localisation des frontières entre secteurs de haute endémie et secteurs de basse endémie est

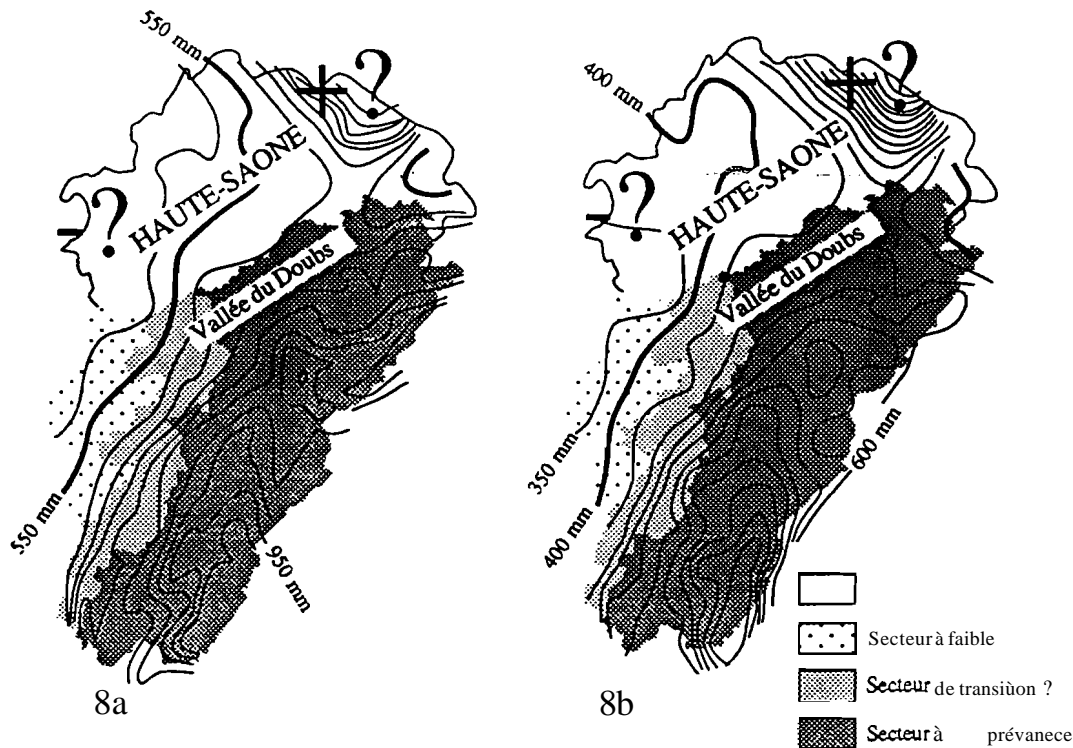


Figure 8 - Distribution de la prévalence de l'échinococcose alvéolaire chez le renard dans le sud de la Franche-Comté (Doubs et Jura). La parasitose n'a jamais été recherchée dans le nord de la Franche-Comté (Haute-Saône et Territoire de Belfort). Les isohyètes de la figure 8a correspondent au total des précipitations d'avril à octobre, ceux de la figure 8b aux précipitations de septembre à avril.

donc faible, de l'ordre du pixel utilisé (le canton), c'est à dire environ 100 km².. Elle risque en particulier de créer des artefacts et de faire apparaître une solution de continuité entre secteurs, même si celle-ci n'existe pas.

De cette dernière remarque et du constat de juxtaposition d'un secteur à faible prévalence à un autre à forte prévalence, découle une question sur les raisons qui expliquent l'entretien du flux parasitaire dans le secteur de basse endémie (les conditions particulières de son maintien en zone de haute endémie seront abordées plus loin). Le secteur de faible endémie fonctionne-t-il plutôt comme un système ouvert ou plutôt comme un système fermé? Dans le premier cas, l'entretien du flux parasitaire dépendrait quasi uniquement du renouvellement des carnivores infestés à partir des secteurs de haute endémie, dans le second cas il dépendrait strictement des conditions locales de réalisation du cycle dans la relation prédateur/proie.

3.2 L'INFESTATION HUMAINE ET L'UTILISATION DE L'ESPACE

Meyer (1988) et Vuitton *et al.* (1990) soulignent la surdispersion des cas humains dans le Doubs. Celle-ci est d'ailleurs artificiellement atténuée par le découpage cantonal qui subdivise certains agrégats comme dans la région de Maîche-Pierrefontaine. Un découpage cantonal, administratif, ne définit pas *a priori* des unités sectorielles écologiques. Cette partition est acceptée parce qu'elle permet l'utilisation des différentes statistiques administratives se rapportant aux cantons (I.N.S.E.E. et Recensement Général Agricole).

La surdispersion des cas humains ne peut cependant pas être expliquée par la seule distribution spatiale des renards infestés, qui comme démontré plus haut s'étend sur l'ensemble des cantons. La question qui se pose est donc de savoir si les variations inter-cantoniales de prévalence humaine peuvent être liées à un autre facteur écologique.

L'étude épidémiologique des cas humains franc-comtois (Meyer, 1988) permet de souligner la sur-représentation des agriculteurs parmi les malades atteints d'échinococcose alvéolaire. Ce dernier constat associé aux précédents m'a amené à tester deux hypothèses : les fortes prévalences cantonales sont-elles liées à une plus forte emprise de la profession agricole dans certains cantons ("ruralité"), ou bien à un mode particulier

d'utilisation de l'espace rural par l'ensemble de la population?

3.2.1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

La prévalence de l'échinococcose humaine a été mesurée à partir des données de Meyer (1988). Pour une meilleure visualisation graphique des phénomènes (apparition de valeurs négatives), un indice de prévalence a été utilisé pour chaque canton, égal à l'écart mesuré avec la prévalence moyenne du Doubs, département représentatif d'une de haute endémie.

LA RURALITÉ

Contrairement au département du Doubs, la distribution de la prévalence vulpine dans le Jura est fonction de plusieurs gradients (cf § 3.1) : pour éliminer le facteur de variation supplémentaire dû à cette hétérogénéité, seuls ont été retenus les cantons du Doubs en première analyse.

La ruralité des cantons a été mesurée à travers deux indices : le ratio surface des communes rurales/surface totale du canton (= Gtaux de ruralité¹), et le ratio nombre d'exploitations/nombre d'habitants du canton (= "taux d'exploitations¹"). Le premier indice mesure l'étendue des communes rurales occupant un canton, par opposition à une étendue "urbaine" ; le second mesure la présence agricole à travers le nombre minimum de personnes ayant un métier agricole, parmi la population. Les valeurs de calcul sont tirées du Recensement Général de l'Agriculture du Doubs 1979-1980, proche de la période 1971 à 1987 pendant laquelle les cas recensés par Meyer ont pu subir leur infestation.

Dans un premier temps, après examen des graphes correspondants, une corrélation linéaire a été recherchée entre d'une part les deux taux, et d'autre part les écarts à la prévalence moyenne. Dans un deuxième temps, les 5 cantons dont le taux de ruralité était inférieur à 75 % (cantons "urbains") ont été éliminés, soit Audincourt-Valentigney, Besançon, Montbéliard, Morteau, Sochaux-Etupes. Une procédure d'analyse identique a été effectuée ensuite.

L'UTILISATION DE L'ESPACE

4 descripteurs ont été retenus : le ratio surface forestière/surface cantonale, le ratio surface labourées/surface cantonale, le ratio surface toujours en herbe (STH)/surface cantonale, et le complément à 1 de la somme de ces trois ratios. La somme de l'ensemble des ratios correspond ainsi à la totalité de la surface cantonale (100 %). Dans les cantons ruraux faiblement urbanisés, le complément¹ représente essentiellement les friches, marais, et autres terrains incultes. Les valeurs de calcul sont tirées des statistiques INSEE de l'Observatoire Régional de Franche-Comté, et du Recensement Général de l'Agriculture 1979-1980.

Les cantons urbains ont été éliminés de cette analyse qui n'aurait alors révélé que des évidences peu intéressantes pour la suite. En vue d'ordonner les différents cantons selon les descripteurs retenus, nous avons dans un premier temps procédé à une Analyse en Composantes Principales (ACP) sur les données centrées (mais non normées) portant sur les cantons du Doubs. Dans un deuxième temps, des cercles (valeurs négatives) ou des carrés (valeurs positives) de taille proportionnelle à la valeur absolue des écarts à la prévalence moyenne ont été placés aux coordonnées factorielles correspondant à chaque canton (Thioujoue, 1989).

La même procédure a été répétée ensuite à partir des cantons du Doubs et du Jura.

3.2.2. RÉSULTATS

L'étude de l'ensemble des cantons du Doubs montre une corrélation faible ($r = 0,31$), statistiquement non significative ($\alpha = 0,11$) entre le taux de ruralité et les écarts à la moyenne des prévalences observées dans chaque canton. Le même type d'observation peut-être fait avec le taux d'exploitations ($r = 0,32$; $\alpha = 0,1$). Les cantons "urbains" du Doubs (taux de ruralité inférieur à 75 %), compte-tenu des effectifs de leur

	Nom des cantons	Prévalence (a cas /10000 habitants, arrondie à l'entier proche)	Écarts à la prévalence moyenne du Doubs	Taux de ruralité (voir texte)
DOUBS	Audincourt-Valentigney	0	-3	0.00
	Besançon	0	-3	0.41
	Montbéliard	0	-3	0.64
	Morteau	0	-3	0.54
	Sochaux-Etupes	0	-3	0.33
JURA	Arbois	2	-1	0.63
	Dôle	0	-3	0.64
	Lons-le-Saunier	1	-2	0.37
	Saint Claude	0	-3	0.71

Tableau 4 - Les cantons "urbains" du Doubs et du Jura peuvent être considérés comme très peu atteints par l'Echinococcose alvéolaire humaine (faible prévalence), même si le nombre absolu de cas détectés peut être comparable à ceux d'autres cantons moins peuplés.

population peuvent être, quel que soit effectif absolu de malades, considérés comme très peu atteints (tableau 4). Si on les exclut de l'analyse, les corrélations sont encore plus faibles et toujours non-significatives (respectivement, $r = 0,28$ et $0,25$: $\alpha = 0,2$ et $0,3$).

L'étude de leur matrice montre qu'il n'existe pas de corrélation très forte entre les descripteurs d'utilisation de l'espace utilisés ici (tableau 5).

	Runlité	Forêt	SM	Labours	Complément
Runlité	1,00	-	-	-	-
Forêt	-0,08	1,00	-	-	-
SM	0,22	-0,43	1,00	-	-
Labours	0,06	-0,08	-0,35	1,00	-
Complément	-0,22	-0,12	-0,44	-0,52	100

Tableau 5 - Matrice de corrélation entre descripteurs d'occupation de l'espace des cantons du Doubs (STH = Surface Toujours en Herbe).

Les résultats de l'ACP sur les cantons du Doubs ont été groupés dans la figure 9. La somme des inerties des axes factoriels 1 et 2 est de 80 % (80 % de la variance totale est expliquée par ces deux axes). Les 4 descripteurs retenus sont éloignés du centre de la carte factorielle et ne sont pas alignés (figure 9a) : on peut donc considérer que ces 4 variables sont bien explicatives de l'ACP. L'axe 1 oppose les cantons à forte STH aux cantons dont l'espace est occupé autrement. L'axe 2 est plus délicat à interpréter: il implique très peu la STH, et pourrait opposer les cantons à forte surface en friche, marais, etc. aux cantons à forte surface forestière et/ou labourée (figure 9a.). La figure 9c montre que les prévalences cantonales sont plutôt bien ordonnées selon les axes.

L'ACP réalisée simultanément sur les cantons du Doubs et du Jura montre le même type de distribution (inertie de l'axe 1 et 2 = 76 % ; 4 descripteurs éloignés du centre de la carte factorielle, et non alignés). Les cantons fortement infestés sont cependant plus dispersés et le nuage obtenu est assez fortement contaminé par la présence de nombreux cantons sous-infestés (figure 10).

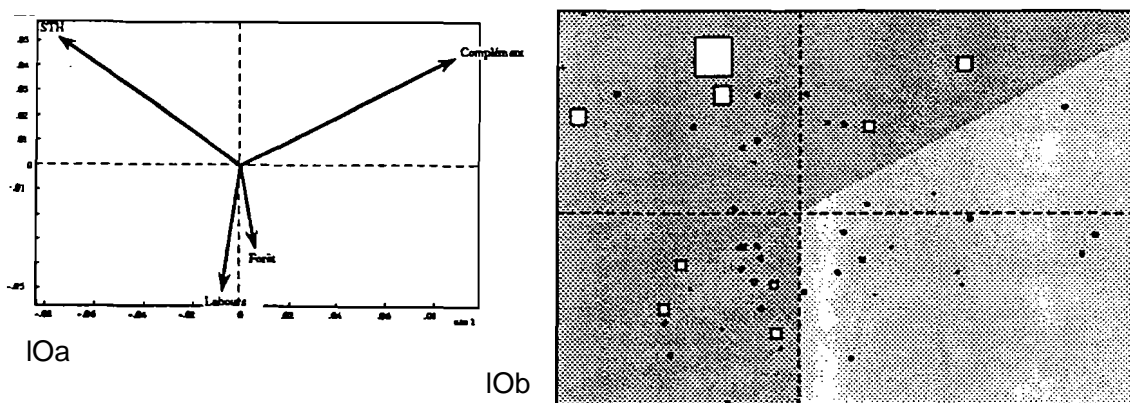
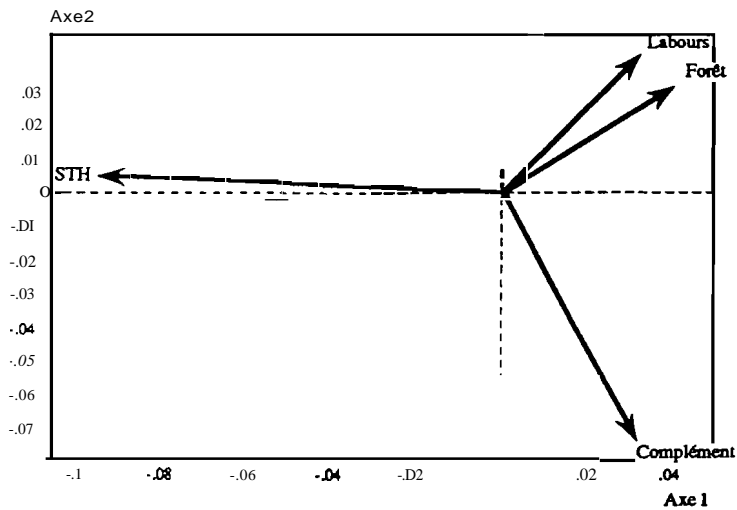


Figure 10 - Position des différents descripteurs d'occupation de l'espace (10a), et des cantons du Doubs et du Jura (10b), selon les deux premières composantes principales. La signification des symboles est la même qu'en 9c.

3.2.3 CONCLUSIONS

Qu'on élimine ou non les cantons "urbains" de l'analyse, celle-ci montre qu'il n'existe pas de corrélation entre les différents degrés de ruralité d'un canton et la prévalence d'échinococcose humaine qui y est observée.

En sus de l'adaptation imparfaite du découpage cantonal (*cf supra*) les 4 descripteurs écologiques retenus sont extrêmement grossiers car ils ne tiennent compte ni de l'agencement relatif des 4 types d'utilisation, ni de leur mode de réalisation à l'intérieur d'un type (espaces cloisonnés ou non, connectivité, etc.). L'ordination des cantons du Doubs par ACP montre que les descripteurs d'utilisation de l'espace regroupent cependant de façon satisfaisante les cantons à forte prévalence. Ces résultats sont d'autant plus intéressants que des cantons géographiquement proches qui présentent de fortes différences de prévalence se trouvent angulairement séparés (ex. : Levier-Pontarlier), alors que des cantons géographiquement distants mais à prévalence importante se trouvent regroupés dans la même direction de l'espace factoriel (ex. : Levier-St Hyppolyte) (figures 9b et 11) !

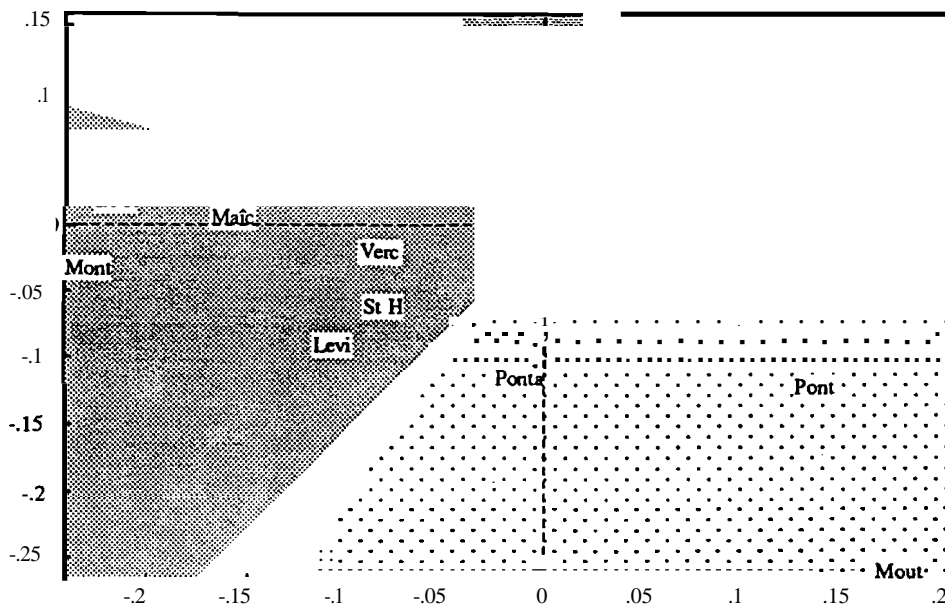


	% inertie	% cumulés
Axe 1	50.0	50,0
Axe 2	30,0	80,0
Axe 3	17,9	97,9
Axe 4	2,1	100

Tableau 6 - Contribution relative des axes principaux à l'inertie totale du tableau de données.

9a

9b



9c

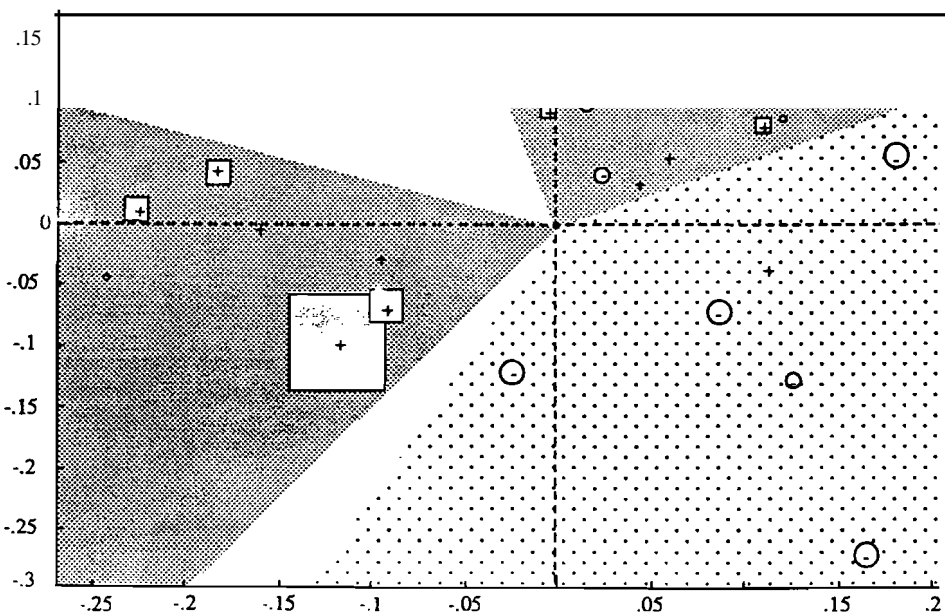


Figure 9 - Position des différents objets (cantons du Doubs) ou descripteurs (occupation de l'espace), selon les deux premières composantes principales. La corrélation entre objets ou descripteurs est donnée par l'angle entre les axes, et non par la proximité entre les sommets des axes (Legendre et Legendre 1979: tome 2). 9a : carte des descripteurs. 9b : carte des cantons du Doubs (objets). Chaque canton est figuré par les premières lettres de son nom. 9c : carte des prévalences selon les cantons-objets. Chaque symbole représente un canton (position en 9b). Les carrés représentent les écarts positifs à la moyenne des prévalences, les cercles les écarts négatifs, l'absence de carré ou de cercle l'absence d'écart. La taille des symboles est proportionnelle à la valeur absolue des écarts.

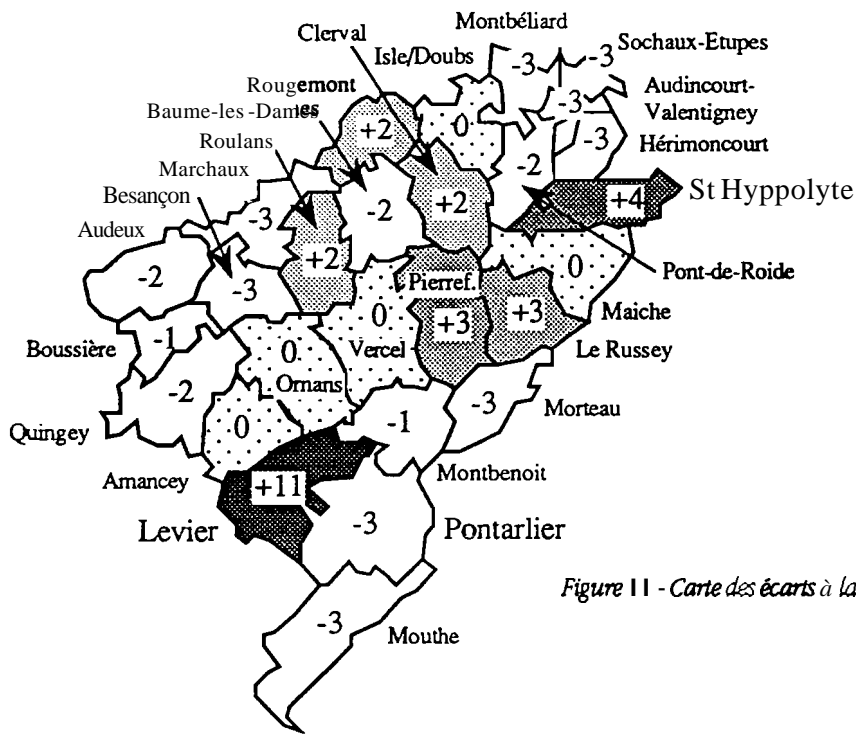
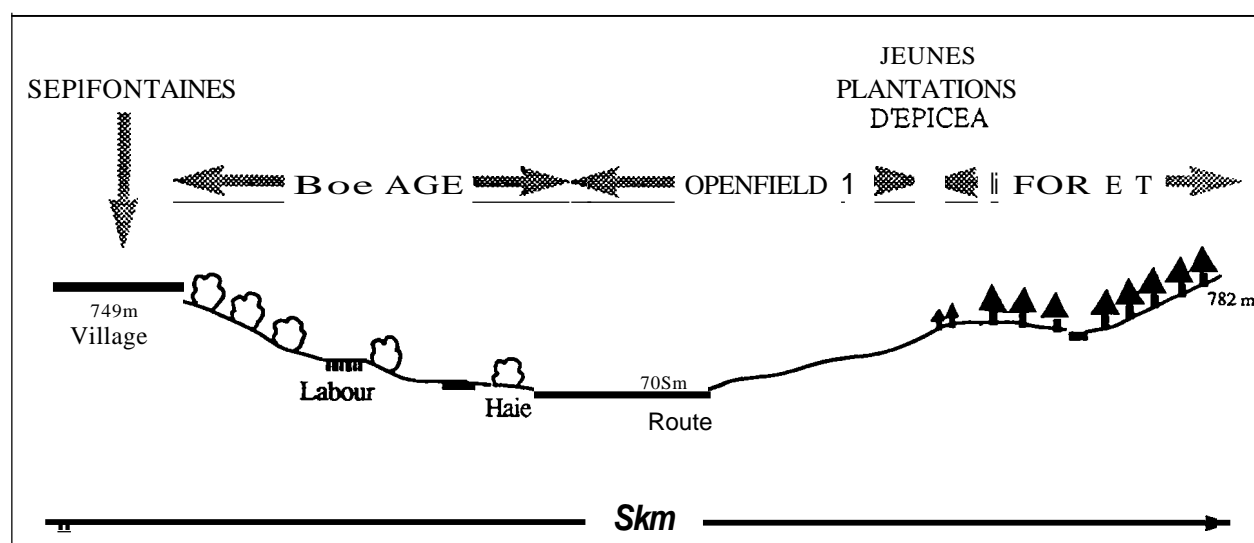


Figure 11 - Carte des écarts à la prévalence moyenne dans le Doubs.

Les résultats apparemment moins probants de l'ACP Doubs-Jura doivent **être** relativisés: dans le Jura l'étude prend en compte de nombreux cantons situés dans la zone de faible prévalence vulpine, ce qui introduit un facteur de variation supplémentaire. Les tendances observées, même si elles sont moins limpides que dans l'analyse faite à partir des seuls cantons du Doubs sont encore suffisamment fortes pour être perceptibles malgré les nombreux brouillages dus à l'hétérogénéité de la zone étudiée, et à l'**inadaptation** des découpages (*cfsupra*!)

L'ensemble des résultats montre que la transmission de l'échinococcose alvéolaire à l'homme se **réalise** dans un paysage distinct (STH importante, surfaces forestières et/ou labourées relativement faibles), qui secondairement expose particulièrement les agriculteurs. Or, l'endémie vulpine se manifeste dans l'ensemble des cantons du Doubs, dont les paysages sont diversifiés. Même dans les secteurs **favorables**, l'incidence chez l'homme reste très faible, y compris dans ceux connus pour l'importance de leur nombre absolu de cas (par exemple, l'incidence est inférieure à 15 pour 10000 dans le canton de Levier). Ces remarques, auxquelles il faut ajouter l'existence soupçonnée de facteurs efficaces de résistance immunitaire individuelle (Vuitton *et al.*, 1990), font de l'infestation humaine conduisant au développement de la maladie un événement hautement improbable. L'occurrence d'un nombre de cas géographiquement groupés, voire d'un seul cas dont la sédentarité est sûre, est donc vraisemblablement très significative de la convergence de conditions très favorables à l'infestation de l'homme réunies en un lieu. *La nature de ces conditions est encore obscure et ne tient pas à la seule existence du cycle sauvage vulpin, mais aussi à un mode de transmission à l'homme facilité par un mode d'organisation particulier de l'espace rural.*

4. ETUDES AU NIVEAU DU BIOTOPE



Coupe nord-ouest sud-est du terrain d'étude (voir figures 12 et 16)

4.1. PRINCIPES GÉNÉRAUX D'ECHANTILLONNAGE ET CHRONOLOGIE DE MISE EN ŒUVRE

Le terrain d'étude choisi se situe dans le Doubs dans le canton de Levier. Entre 702 et 834 m d'altitude, il couvre la moitié de la commune de Septfontaines, une partie de celle d'Éville, de Sombacour et de Chapelle d'Huin. Le Souillot (figures 12 et 16). Sa surface est d'environ 1400 ha, dont 550 couverts par la forêt (soit près de 40 %), l'autre part constituée de terres agricoles vouées à l'élevage (essentiellement prairies pérennes limitées par un réseau de 43 km de haies) (figure 12 et tableau 7). Les labours sont rares et concernent 1 à 2 % de la Surface Agricole Utilisée à Septfontaines, soit une faible part du territoire communal.

Surface totale	1400 ha
Forêt de déprise agricole (cadastre complexe de parcelles d'âges très divers et de peuplement souvent résineux et homogènes)	350 ha
Forêt "ancienne" mûre dépassant 20-25 m de hauteur, enrichie en épicéa et exploitée en grandes coupes d'un seul tenant)	200 ha
Milieux ouverts et semi-ouverts	850 ha
Openfield	250 ha
Bocage	590 ha
Lisières de haies	85 km (env. 43 km de haies)
Routes et chemin des milieux ouverts	20 km
Routes et chemin forestiers	10 km

Tableau 7 - Surface des différents milieux de la zone d'étude.

cette composition du paysage n'est pas spécifique à la zone d'étude mais se répète sur l'ensemble du second plateau du massif Jurassien où la part réelle de la forêt, qui ne peut être perçue qu'à cette échelle, est d'environ 20 % de la surface totale, et celle des labours de moins de 10 % de la Surface Agricole Utilisée.

Tout plan d'échantillonnage est soumis à un ensemble de contraintes et de choix (Frontier, 1983). Les choix découlent de la problématique de l'étude. Deux objectifs généraux furent retenus :

- permettre un piégeage visant la récolte de données sur le peuplement de micromammifères en respectant la diversité et la représentativité de leurs habitats ;
- permettre l'étude de l'occupation de l'espace par les carnivores, principalement le renard.

Les contraintes principales d'ordre naturel (hétérogénéité des espèces étudiées, hétérogénéité des habitats, plusieurs échelles significatives d'espace et de temps - *cf infra* -) et d'ordre technique. Deux impératifs techniques prioritaires furent identifiés :

- soutenir et alléger la mise en œuvre en équipe de travaux de terrain étroitement imbriqués (soit pour une

session de 15 jours; pose de plusieurs kilomètres de lignes de pièges INRA; dissection de plusieurs centaines de rongeurs; pose de près de 100 belettieres; réalisation de plus de 50 km de parcours fèces; près de 100 km de comptages nocturnes au phare; etc.);

- permettre l'exploitation la plus rapide possible des données récoltées, si possible en temps réel, étant convaincu que leur stockage aveugle est un obstacle à la fois au maintien du "moral" d'une équipe, à l'affinement des hypothèses qui motivent les opérations de terrain, et enfin aux ajustements de protocoles consécutifs.

La réponse à la première contrainte et au premier impératif technique passe par l'établissement d'une *carte des milieux* à l'échelle adaptée, et d'un *système de codification*. Ce dernier doit présenter les caractéristiques contradictoires suivantes: permettre de repérer des observations très diverses sur le terrain avec le moins de perte d'information possible, tout en privilégiant une structure de codification suffisamment simple pour que chacun puisse retrouver aisément ses données après stockage.

La réponse au deuxième impératif technique s'appuie sur les possibilités de la *micro-informatique* qui pennet de décentraliser à la fois la saisie et le traitement de l'information. Un certain nombre de logiciels ont donc été conçus (voir annexe 1) minimisant les procédures de saisie, et produisant en temps réel des "tableaux de bords" de résultats à l'achèvement de chaque procédure de terrain.

4.1.1. LA CODIFICATION

Celle-ci est prévue pour intégrer d'une part la localisation spatio-temporelle de chaque observation au niveau régional, et d'autre part la description des milieux aux différentes échelles significantes.

Les aspects généraux de la localisation spatio-temporelle au niveau régional sont codés sur un vecteur de 5 variables (V1,V2..., V5) sur 8 caractères, indiquant dans quelle région l'observation a été effectuée (V1: 1 car.), dans quel secteur écologique (V2: 1 car.), quelle année (V3: 2 car.), quel mois (V4: 2 car.). La variable V5 correspond à des spécifications spéciales utilisées pour les lignes de pièges à rongeurs, indiquant le type de ligne et les identifiant individuellement (v5: 2 car.) (figure 13 et annexe 2). Chaque observation est également repérée selon le quadrillage kilométrique Lambert zone II étendu. L'aire de chaque carré d'étude est identifiée par les coordonnées Lambert de son angle nord-ouest (arrondies à l'entier inférieur pour les longitudes et supérieur pour les latitudes). Sa taille est précisée par le nombre de carrés Lambert 0km X 1km) composant un côté (figure 13).

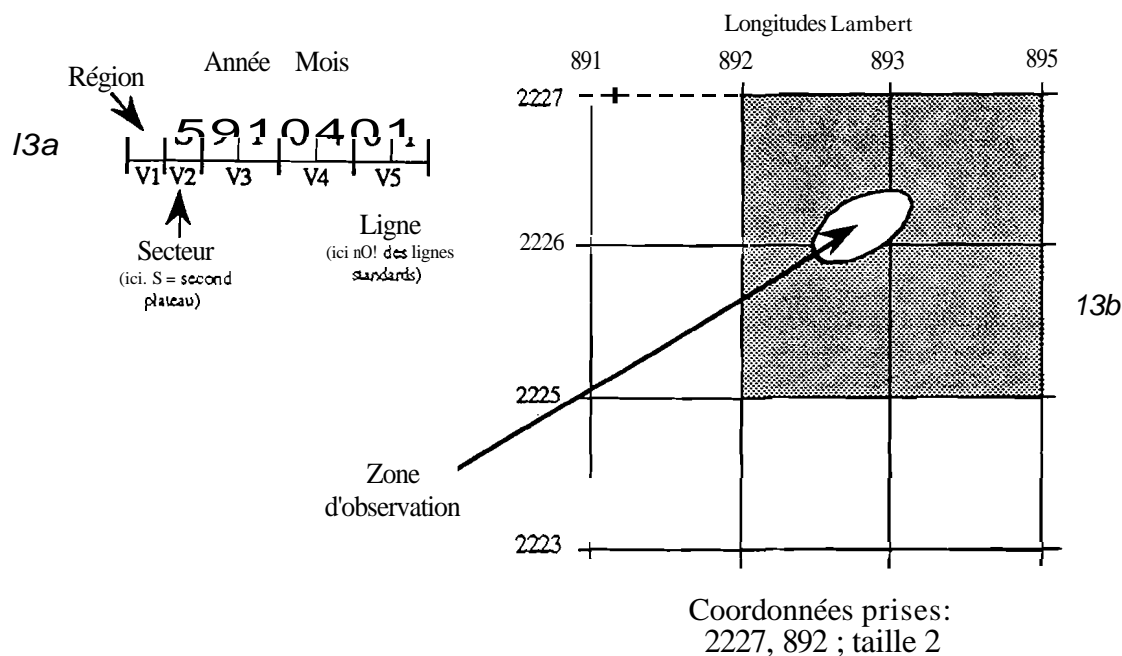
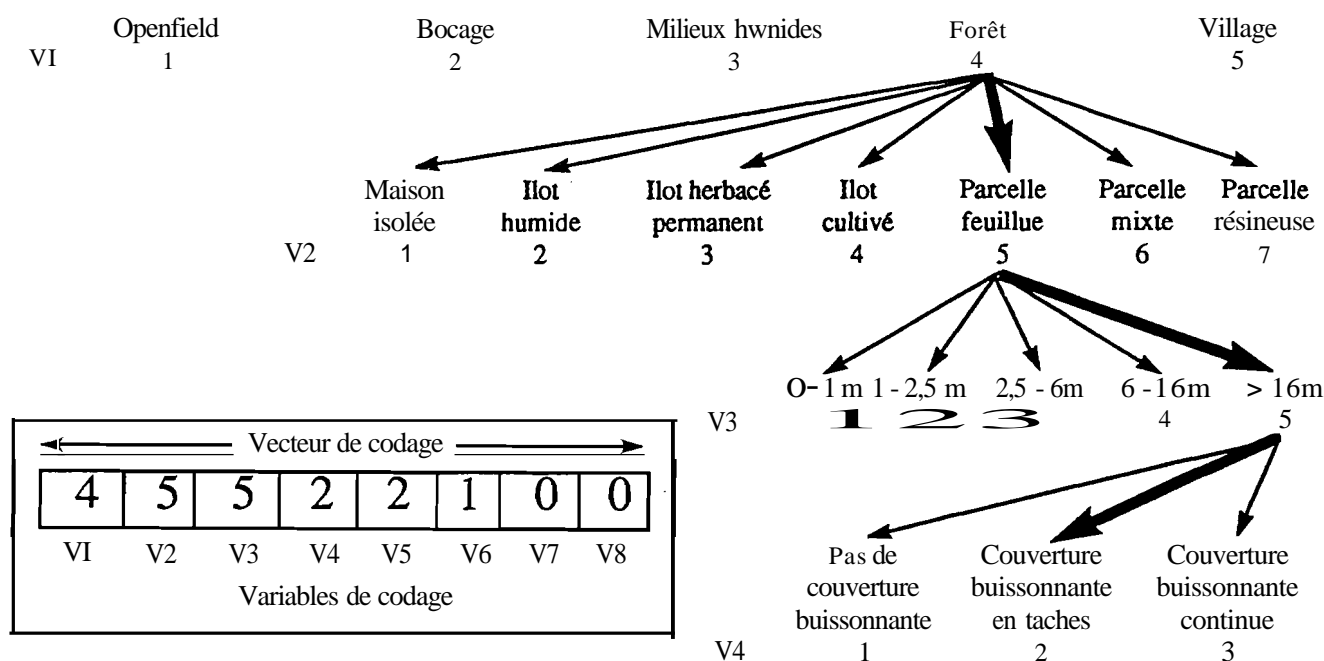


Figure 13 - Principe de repérage d'une observation selon un vecteur de rodage (Ua) et selon les coordonnées Lambert (03b).

La variété des échelles significantes sur le terrain d'étude (biotope, station, micro-biotope), la diversité des milieux rencontrés a conduit dans tous nos travaux à approfondir et étendre le principe de l'échantillonnage stratifié ébauché depuis 1979 pour l'étude des petits rongeurs des milieux ouverts et semi-ouverts. Des degrés supplémentaires d'échantillonnage ont été établis, la stratification a été étendue aux milieux forestiers et la codification adoptée consécutivement respecte la hiérarchie d'emboitements qui prévaut au passage d'une échelle à l'autre (figure 14). L'unité de codage d'une station est un vecteur appelé "descripteur" constitué de 8 variables organisées de la manière suivante :

- Variable 1 : matrice paysagère (biotope) : la matrice est ici le type dominant d'utilisation de l'espace dans lequel se trouve la station (ex. : openfield, bocage, forêt, etc.)
 Variable 2 : nature générale de la station dans la matrice (ex. : zone herbacée permanente)
 Variable 3 : nature particulière de la parcelle (ex. : prairie de fauche)
 Variable 4 : caractère de la couverture buissonnante
 Variable 5 : caractère de la couverture herbacée
 Variable 6 : position de la station dans la matrice (centrale ou marginale ; si marginale, proche de quelle autre matrice ?)
 Variable 7 : facteurs favorisant l'enfouissement des fèces (passage de bétail, véhicules agricoles, taupinières, etc.)
 Variable 8 : dépôts de fèces (espèce)



V5 = Couverture herbacée
 1 : absente
 2 : en taches
 3 : continue

V6 = Position marginale ou interne de la parcelle dans la matrice décrite par VI
 6 : interne
 1 : **proche de l'Openfield**
 2 : proche du bocage
 5 : proche du village

V7 = Possibilité d'enfouissement des fèces
 1 : .
 2 : .

V8 = Dépôt constaté de fèces
 1 : .
 2 : .

Variables transversales

Figure 14 - Principe de codage hiérarchique des caractéristiques de la station étudiée. Les flèches et le texte en gras correspondent à l'exemple de codification représentée par le vecteur.

Ce descripteur peut être utilisé seul (cas d'une observation au centre d'une station), soit par deux (pour définir une lisière), ou plus (si la lisière est très complexe). Un autre vecteur de 8 caractères, dit "descripteur de faciès" peut être joint aux précédents pour caractériser une observation faite en bordure d'une voie de communication traversant une station décrite par les descripteurs précédents (cfannexe 2).

il est clair que dans la pratique nous n'utilisons pas toutes les possibilités de partition de cette hiérarchie, qui sont pléthoriques du fait de la variété des milieux distinguables (cfannexe 2) et du nombre de degrés de description retenus. Mais il est tout aussi évident qu'il est possible de regrouper des informations *a posteriori*, alors qu'il est toujours impossible de les subdiviser. Ce système rend facile une large gamme de regroupements sans s'enfermer de façon absolue dans une logique d'échantillonnage totalement dépendante d'hypothèses de départ que les faits peuvent amener à modifier au cours du temps. Cette précaution n'est pas superflue dans le cas d'études à long terme où plusieurs axes de recherche sont suivis parallèlement

4.12. LE SUPPORT CARTOGRAPHIQUE

Comprendre la cinétique des populations de rongeurs oblige à les échantillonner à l'échelle des parcelles d'exploitation agricoles ou forestières. Etudier la prévalence de l'échinococcose alvéolaire dans ces populations oblige à travailler également à cette échelle (Delattre *et al.* 1988, 1990). L'unité d'étude des rongeurs est donc ici la ligne de 34 pièges INRA: 100 m (*cfinfra*). Le renard se contamine en consommant des rongeurs, et dépose ses fèces à la même échelle. La seule différence est l'étendue des domaines vitaux, de l'ordre de quelques dizaines de m² chez les rongeurs, de l'ordre d'une centaine d'hectares à environ 2000 chez le renard (Artois, 1989).

La carte IGN au 1/25000 n'est donc pas compatible avec une transcription précise d'événements observés à l'échelle stationnelle et du micro-biotope, et les cartes cadastrales transcrivent des divisions administratives et de propriété couvrant une réalité biologique fort diverse; surtout dans les zones forestières. Il a donc été dressé une carte spécifique au 1/4900 de la zone d'étude (0400 ha), à partir de photographies aériennes de l'IGN et de contrôles sur le terrain (figure 12). Les divisions retenues se réfèrent à des caractères présentant une certaine fixité : emplacement de l'agglomération, des haies, des voies de communication, des parcelles forestières selon la physionomie de leur végétation. Leur description détaillée est prise en compte par le système de codification. Les autres divisions sont également décrites de cette manière, mais à chaque campagne de terrain elles obligent à réactualiser leur pointage sur la carte (ex.: parcelles agricoles dont l'utilisation varie dans le temps).

4.1.3. CHRONOLOGIE DES OPÉRATIONS DE TERRAIN

Ce protocole relativement complexe de récolte de données a dû en 1987 accompagner des procédures qui étaient utilisées depuis 1979 pour l'étude de plus petites surfaces et des seuls milieux ouverts et semi-ouverts, puis s'y substituer en 1988. Sa mise au point et son installation a nécessité du temps et une programmation des étapes. Ceci explique que les études des différentes populations de carnivores aient été entreprises au fur et à mesure du temps libéré par le travail de mise en place du nouveau plan d'échantillonnage et de son support logistique. La figure 15 visualise cette chronologie.

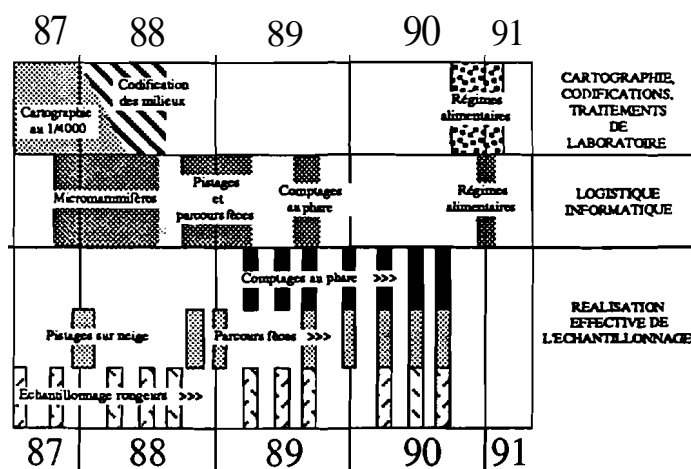


Figure 15 - Chronologie de mise œuvre du protocole d'échantillonnage et des dispositifs qui l'accompagnent.

4.2. OCCUPATION DE L'ESPACE PAR LES MICROMAMMIFERES (PRINCIPALEMENT LES RONGEURS)

La transmission de l'échinococcose à un hôte **définitif** est liée à la relation proies-prédateur. La connaissance de la structure spatiale des peuplements de proies, et de leur dynamique est donc un préalable à la compréhension de la manière dont chaque prédateur utilise son biotope. De façon à prendre en compte l'hétérogénéité du terrain d'étude, l'échantillonnage des rongeurs (et incidemment des musaraignes) a été conduit selon un **système** d'unités hiérarchisées conforme au cadre **fixé** dans le paragraphe précédent. Il vise principalement à comparer:

- des organisations hiérarchiques *spatiales*, selon deux degrés :
 - 1 - les unités paysagères telles que la forêt, l'openfield, le bocage et le village;
 - 2 - les habitats les plus contrastés de ces unités: haies et milieux herbacés du bocage, par exemple, ou jeunes plantations et futaie en forêt, etc... ;
- des organisations hiérarchiques *temporelles*, également selon deux échelles :
 - 1 - celle des variations saisonnières des populations : au printemps (avril), en été (juillet-août) et à l'automne (octobre) ;
 - 2 - celle des variations interannuelles.

4.2.1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les micromammifères sont capturés avec des pièges LN.R.A. disposés en ligne de 100 m, comptant **34** pièges. Ce type de piège est adapté à la capture d'espèces de petites tailles (en pratique moins de 50 g) ayant une activité de surface. Cette technique n'est donc pas propice à la capture du campagnol **terrestre** : seuls quelques jeunes individus sont interceptés par les pièges LN.R.A. Chaque ligne est posée pour trois nuits et les pièges sont relevés chaque jour¹. Une ligne correspond donc à 102 occasions de piégeage. Cette méthode a été **standardisée** par Spitz *et al.* (1974) : ces auteurs proposent des coefficients permettant d'estimer la densité d'un certain nombre d'espèces de rongeurs à partir du nombre d'animaux capturés par ligne. Ces coefficients de conversion ont été déterminés dans des conditions particulières de milieux et varient selon le sexe, l'âge et l'état démographique de la population. Il serait donc délicat de les utiliser sans discernement. Dans les comparaisons intra-spécifiques, nous considérerons les résultats de piégeage bruts, (moyenne de captures par ligne), qui constituent des indices utilisables selon une échelle de mesure ordinale (= semi-quantitative) (Frontier, 1983 : p 20). Dans les comparaisons inter-spécifiques nous pondérerons ces indices par les coefficients moyens établis par Spitz, en retenant que leur emploi ne fournit que l'ordre de grandeur des abondances.

La mesure de l'abondance des animaux étant liée à leur capture, nous avons limités nos prélèvements à moins de 1 % des rongeurs des milieux concernés, de façon à ce que la mesure n'induisse pas une perturbation du système. De ce fait, et en fonction de l'abondance habituelle des micromammifères de chaque milieu, les piégeages annuels ont été réalisés en avril, juillet et octobre dans le bocage et en avril et octobre

Les micromammifères (rongeurs et musaraignes) étaient ensuite autopsiés pour déterminer leur état de reproduction et obtenir un diagnostic macroscopique des différentes parasitoses hépatiques. L'âge relatif était déterminé par pesée des cristallins secs, extraits ultérieurement des globes oculaires prélevés et conservés dans du formol à 10 % (Martinet, 1966; Le Louam, 1971). Une partie des résultats a déjà été publiée (Delattre *et al.* 1988, Le Pesleur 1990. Le Pesleur *et al.* 1991) et sera reprise dans les discussions.

dans la forêt; et en avril seulement dans le village.

Chaque année, un minimum de 164 lignes est ainsi posé (78 en avril : village, milieux ouverts, forêt; 27 en juillet: milieux ouverts; 59 en octobre: milieux ouverts, forêt), représentant plus de 17000 occasions de capture. Le tableau 8 montre le mode de répartition des lignes dans les différentes unités retenues. La figure 16 montre leur distribution sur le terrain en automne. Pour une saison donnée, la position des lignes reste identique d'une année à l'autre. Elle est modifiée d'une saison à l'autre de manière à éviter des prélèvements excessifs au même endroit.

OPENFIELD ET BOCAGE		FORET	
Type de stations	¹ Nbre minimum de lignes posées	Type de stations	¹ Nbre minimum de
Prairies pâturées	7	(couverture 16 m nulle)	3
Prairies de fauche	11	résineuse > 16 m (avec couverture herbacée)	5
Lisière de milieux herbacés	4	Forêt feuillue ou mixte	3
Lisières de labours (printemps)	5	Forêt résineuse de 2,5 m à 16 m	4
Haies et lisières de haies	5	Plantation résineuse inférieure à 2,5 m	3
VILLAGE	10	Forêt feuillue ou mixte inférieure à 16 m	3
		Enclave ou de fauche)	2
		1 Lisière forêt/milieux ouverts	7 1

Tableau 8 - Nombre de lignes de pièges INRA, selon les différents milieux, au printemps.

L'étude de l'occupation de l'espace par les rongeurs a été menée en deux temps par:

(1) une définition objective des peuplements de micromammifères conduisant au choix des différentes strates d'échantillonnage distinguées. Le choix initial des stations échantillonnées est guidé par des appréciations sur la physionomie de la végétation dans chaque unité paysagère. Le regroupement des stations se rapportant au même peuplement de micromammifères oblige à une analyse *a posteriori* des résultats obtenus dans chacune d'entre elles. Pour regrouper les stations d'échantillonnage se rapportant à un peuplement identique, nous avons considéré séparément les résultats portant sur l'échantillonnage central des stations, et les résultats portant sur les lisières des stations.

Les centres de station (= stations) : seules les lignes ayant capturé au moins un animal de quelque espèce que ce soit ont été retenues pour constituer la matrice de données. L'analyse s'est déroulée en deux étapes (1) Chaque population a été caractérisée par le ratio "nombre de lignes ayant effectué au moins une capture/nombre de lignes posées". Cette première analyse conduit à éliminer les espèces rares (fréquence inférieure à 10 %) et à ne retenir que celles dont l'abondance est suffisante pour être valablement structurante dans l'étape suivante. (2) Une analyse factorielle de correspondance a été réalisée sur un tableau présentant les lignes de pièges (lignes) et le nombre de captures/espèce (colonnes).

Les lisières de stations : Dans cette étude structurale, les lisières sont définies comme la zone de contact entre plusieurs stations. Elles sont extrêmement multiples et ne peuvent faire l'objet d'un échantillonnage représentatif de leur diversité. En cela, le problème de leur échantillonnage est un défi supplémentaire que nous n'avons pas pu relever complètement. Leur analyse sera donc partielle et fondée sur l'examen de quelques grands types. Les lignes posées dans le village sont examinées dans ce chapitre car compte-tenu de la réduction des surfaces échantillonnables (petites parcelles souvent cloisonnées par des haies) et des capacités de déplacement des différentes espèces, toute ligne posée subit l'influence des milieux voisins. Comme pour l'analyse précédente, seules sont considérées les lignes ayant capturé au moins un animal de quelque espèce que ce soit. Les calculs portent, pour chaque espèce, sur le ratio "nombre de lignes ayant effectué au moins une capture/nombre de lignes posées". Les résultats sont comparés à ceux obtenus pour les centres de station.

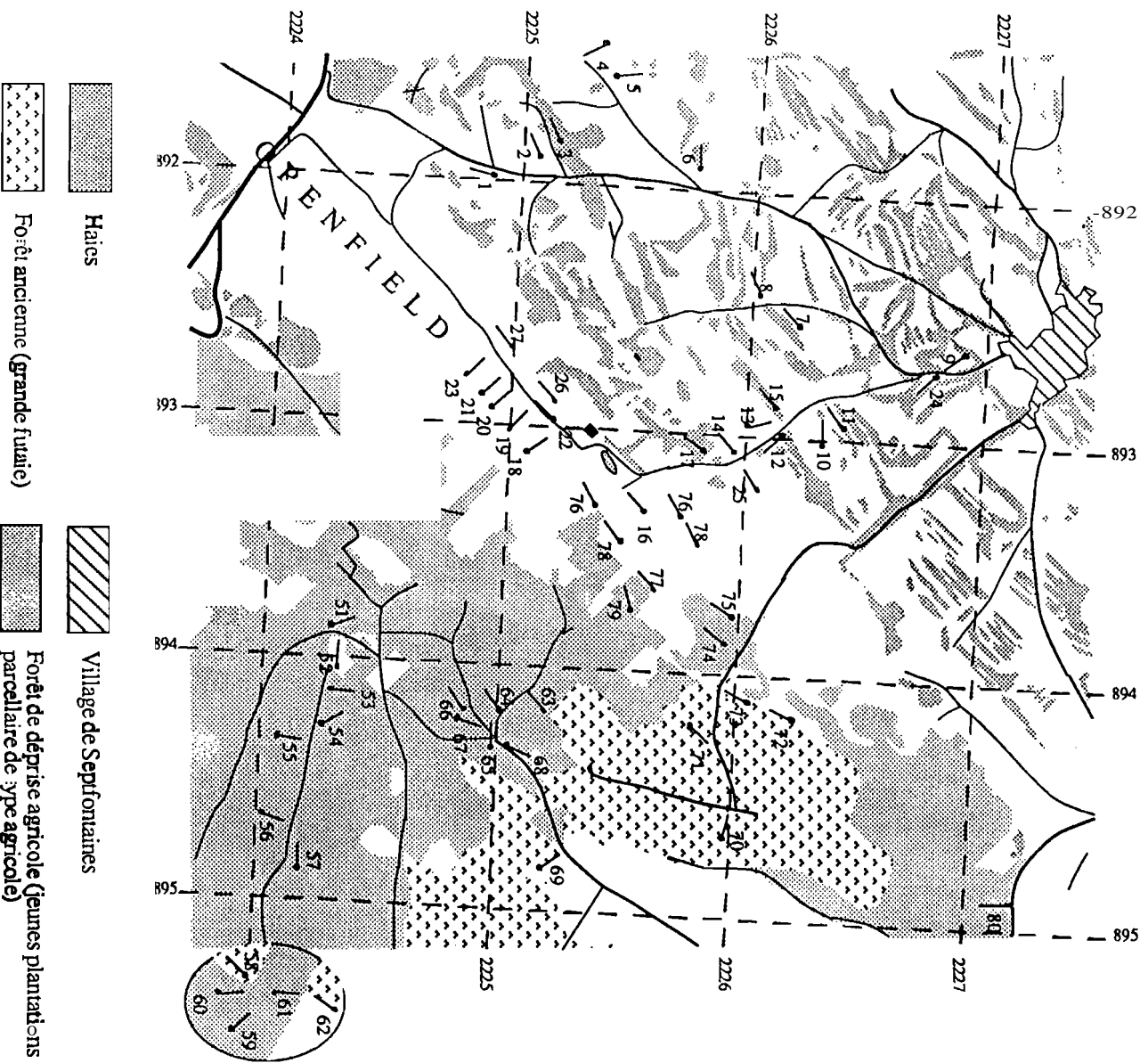


Figure 16. Disposition des lignes de pièges à rongeurs dans la zone d'étude (automne). Le quadrillage correspond au carroyage Lambert étendu (distance entre les lignes pointillées : 1 km).

(2) une comparaison des variations des cinétiques de chaque population dans l'espace et le temps. L'indice d'abondance retenu est le nombre moyen de captures calculé sur l'ensemble des lignes posées dans la strate déchanillonnage.

4.2.2. STRUCTURE DES PEUPELEMENTS ET HABITATS SPECIFIQUES.

6838 micromammifères furent capturés, dont 2142 dans les lisières et 4696 dans les autres habitats (stations).

4.2.2.1. LES STATIONS

Le tableau 9 montre que les captures de souris grises (*Mus musculus*), de musaraignes aquatiques (*Neomys fodiens*), de crocidures (*Crocidura Tussula* et *C. leucodon*), de belettes (*Mustela nivalis*) peuvent être considérées comme exceptionnelles. Seules les captures de mulots (*Apodemus sp.*), campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*), campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*), campagnol souterrain (*Pitymys subterraneus*), campagnol des champs (*Microtus arvalis*), campagnol agreste (*Microtus agrestis*), et musaraignes couronnées (*Sorex araneus* et *S. coronatus*) seront retenues dans la suite de l'analyse.

	Ma	Sa	Ap	Cg	Mg	Pi	At	Csp	Mm	Nf	Mn	Autres
Effectifs	210	195	169	154	75	58	39	8	1	2	4	4
Pourcentages	54 %	51 %	44 %	40 %	19 %	15 %	10%	2%	1%	1%	1%	1 %

Tableau 9 - Fréquence d'apparition de chaque espèce dans l'ensemble des lignes de pièges INRA ayant réalisé au moins une capture, tous milieux confondus (nombre total de lignes: 386). Symboles des espèces: AP = *Apodemus sp.* AT = *Arvicola terrestris*; CG = *Clethrionomys glareolus*; MA = *Microtus arvalis*; MG = *Microtus agrestis*; PI = *Pitymys subterraneus*; SA = *Sorex araneus* ou *coronatus*.

Une première analyse factorielle de Correspondance a été entreprise sur une matrice formée de l'ensemble des lignes posées d'août 1987 à octobre 1990 (= objets-prélèvements de Legendre et Legendre, 1979: tome 1, p 21), et des 7 groupes taxonomiques retenus (descripteurs). Les valeurs des descriptions correspondent aux effectifs de capture de chaque groupe. Le tableau 10 montre que les deux premiers axes factoriels correspondent à 61 % de l'inertie totale répartie sur 6 axes. L'analyse des contributions relatives des espèces aux axes (tableau 11) et l'examen de leurs coordonnées factorielles (figure 17) montrent que l'axe 1 oppose principalement les peuplements structurés par le campagnol des champs (et accessoirement le campagnol terrestre), à ceux formés par le groupe campagnol roussâtre et mulots. L'axe 2 opposerait plutôt les peuplements structurés par le campagnol agreste (et secondairement le campagnol souterrain) à ceux formés par les mulots. Les musaraignes couronnées se révèlent par contre assez ubiquistes en regard des pôles précédemment définis.

La carte factorielle (figure 17) montre que les milieux, bien qu'ils ne contribuent pas à la projection, s'ordonnent bien selon ces trois pôles de peuplement:

- (1) *M. arvalis/A. terrestris* = prairies du bocage, de l'openfield et enclaves prairiales forestières ;
- (2) *Apodemus sp./C. glareolus* = habitats boisés du bocage (haies) et de la forêt (stations supérieures à 6 m).
- (3) *M. agrestis (p. subterraneus?)* = friches et jeunes plantations boisées inférieures à 6 m.

... résultat que tout naturaliste de terrain pouvait pressentir sans AFC !

La description de ces peuplements nous semblant cohérente avec notre perception des milieux ouverts et semi-ouverts, nous avons procédé à une deuxième analyse sur les seules lignes forestières, enclaves prairiales exclues.

Le tableau 12 montre que le campagnol terrestre, bien qu'encore présent (jeunes plantations et même forêt mature) devient rare. Cette espèce n'a donc pas été retenue, ce qui porte à 6 le nombre de groupes taxonomiques descripteurs. On peut constater une augmentation sensible du ratio de lignes ayant capturé la musaraigne couronnée. Une légère préférence de l'espèce pour les habitats fermés peut être déduite de cette observation, ce qui pouvait déjà être noté dans la carte factorielle précédente. Le tableau 13 montre que les deux premiers axes factoriels correspondent à 59 % de l'inertie totale répartie sur 5 axes. L'analyse des contributions relatives des espèces aux axes (tableau 14) et l'examen de leurs coordonnées factorielles (figure 18) montrent que l'axe 1 oppose principalement les peuplements structurés par le campagnol des champs et le campagnol agreste, à ceux formés par le groupe campagnol roussâtre et mulots. L'axe 2 opposerait plutôt les peuplements structurés par le campagnol agreste à ceux structurés par le campagnol des champs. Les musaraignes couronnées sont comme d'habitude assez ubiquistes en regard des pôles ainsi définis (figure 18).

	Valeurs propres	% inertie	% cumulés
Axe 1	0,83	40	40
Axe 2	0,43	21	61
Axe 3	0,25	12	73
Axe 4	0,22	11	84
Axe 5	0,20	10	94
Axe 6	0,13	6	100

Tableau 10 - Contribution relative des axes principaux à l'inertie totale du tableau de données (tous milieux confondus).

	Axe 1	Axe 2	autres axes
Ap	40,7	20,1	39,2
Cg	57,6	5,5	36,9
At	26,6	0,0	73,4
Pi	3,2	12,0	84,8
Ma	97,9	0,8	1,3
Mg	6,0	82,3	11,7
Sa	9,0	10,0	81,0

Tableau 11 - Contribution relative des espèces aux axes principaux (tous milieux confondus). Le total de chaque ligne est égal à 100 %.

Axe 2

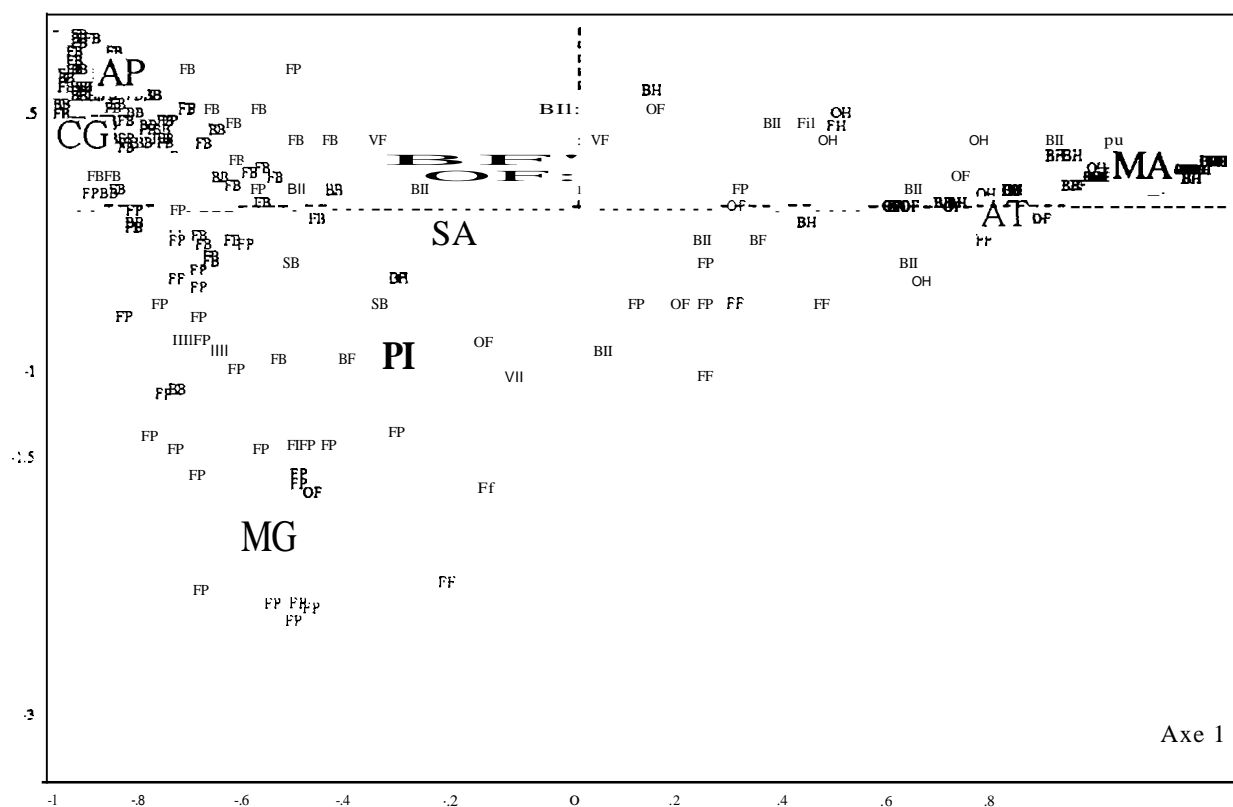


Figure 17 - Carte des lignes de pièges (objets) et des espèces (descripteurs), dans l'espace des deux premiers axes factoriels, prenant en compte l'ensemble de la zone d'étude. Symboles des espèces : AP = *Apodemus* sp. ; AT = *Arvicola terrestris* ; CG = *Clethrionomys glareolus* ; MA = *Microtus arvalis* ; MG = *Microtus agrestis* ; PI = *Pitymys subterraneus* ; SA = *Sorex araneus* ou *coronatus*. Chaque ligne est représentée par lettres indicatives de la station où elle a été posée. Symboles des lignes : (j) première lettre : O = openfield ; F = forêt ; B = bocage (ii) deuxième lettre : H = F = friches ; P = stations boisées < 6 m de hauteur ; B = stations boisées > 6 m de hauteur.

	Valeurs propres	% inertie	% cumulés
1	0,53	35	35
2	0,37	24	59
Axe3	0,28	19	78
Axe 4	0,20	13	91
AxeS	0,13	9	100

Tableau 13 - Contribution relative des axes principaux à l'inertie totale du tableau de données (forêt).

	1	Axe 2	autres axes
Ap	39,1	17,4	43,S
Cg	28,1	2,9	69,0
Pi	6,7	11,8	81,S
Ma	46,4	50,5	3,1
Mg	51,5	25,6	22,9
Sa	3,8	7,1	89,1

Tableau 14 - Contribution relative des espèces aux axes principaux (forêt). Le total de chaque ligne est égal à 100 %.

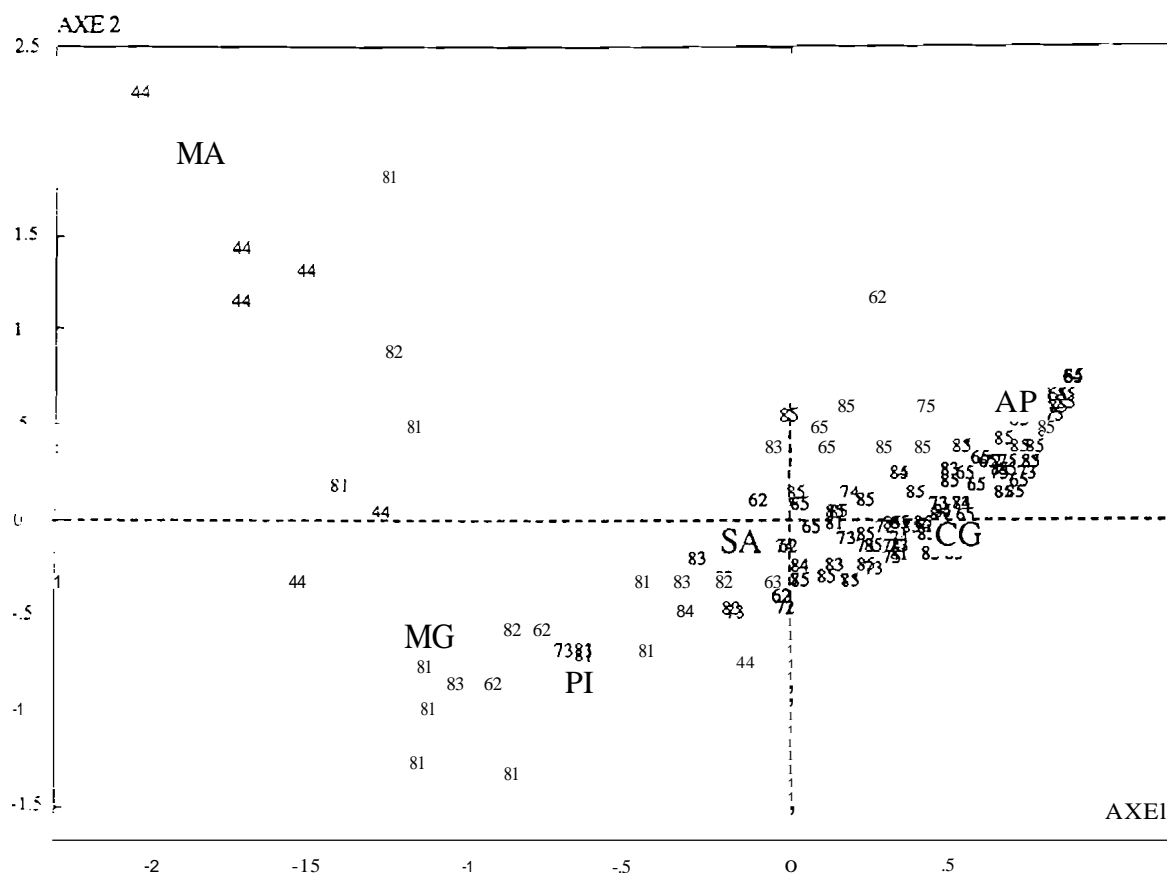


Figure 18 - Carte des lignes de pièges (objets) et des espèces (descripteurs), dans l'espace des deux premiers axes factoriels, prenant en compte la forêt uniquement. Symboles des espèces : AP = *Apodemus* sp. ; CG = *Clethrionomys glareolus* ; MA = *Microtus arvalis* ; MG = *Microtus agrestis* . PI = *Pitymys subterraneus* . SA = *Sorex araneus* ou *coronatus*. Chaque ligne est représentée par deux chiffres indicatifs de la station où elle a été posée. Symboles des lignes : (i) premier chiffre : 4 = friche . 6 = station ligneuse feuillue ; 7 = station ligneuse mixte . 8 = station ligneuse résineuse (ii) deuxième chiffre : 1 = hauteur végétation (HV) < 1 m ; 2 = HV comprise entre 1 et 2,5 m . 3 = HV comprise entre 2,5 m et 6 m . 4 = HV comprise entre 6 à 16 m . 5 = HV dépassant 16 m.

	Ap	Cg	Sa	Mg	Pi	Ma	At	Nf	Mn	Autres	Mm	Csp
Effectifs	117	111	99	61	29	28	9	2	1	1	0	0
Pourcentages	72 %	70 %	63 %	39 %	18 %	18 %	6 %	1 %	1 %	1 %	0 %	0 %

Tableau 12 - Fréquence d'apparition de chaque espèce dans l'ensemble des lignes de pièges INRA ayant réalisé au moins une capture, dans les milieux forestiers (nombre total de lignes: 158).

La présence structurante du campagnol des champs dans des milieux forestiers qui pouvaient sembler *a priori* peu favorables (6 lignes dans les hautes friches herbeuses, 11 lignes dans les stations boisées inférieures à 6 m, et 11 lignes dans celles supérieures à 6 m), nous a fait rechercher l'origine chronologique des lignes de captures correspondantes. 71 % d'entre elles proviennent de la période août 87 à octobre 88 (20/28 pour 3 périodes de piégeage forestier) contre 29 % de la période avril 89 à octobre 90 (81/28 pour 4 périodes de piégeage forestier). La première période (87-88) est caractérisée par une forte abondance de campagnols des champs dans les milieux ouverts (openfield et bocage), au contraire de la seconde (89-90) (*cf infra*). 50 % des lignes forestières à campagnol des champs (04/28) proviennent d'octobre 1988 qui est le mois au cours duquel la plus forte abondance de l'espèce a été constatée dans les milieux ouverts. Sa présence dans certains milieux forestiers en 1987 et 1988 peut donc être interprétée comme le résultat d'une colonisation à partir de l'openfield et du bocage. Nous avons cherché à approfondir les raisons de l'opposition entre campagnol des champs et campagnol agreste sur l'axe factoriel 2. Les analyses cherchant à mettre en évidence en forêt l'exclusion mutuelle des deux espèces, ou essayant de mettre en évidence des différences d'habitat, n'ont donné aucun résultat positif.

Compte-tenu de l'origine essentiellement allochtone des campagnols des champs en forêt, une dernière AFC a été menée, à partir des 5 groupes taxonomiques dont la présence est permanente dans les milieux typiquement forestiers: mulots, campagnol roussâtre, campagnol souterrain, campagnol agreste et musaraignes couronnées. Le tableau 15 montre que les deux premiers axes factoriels correspondent à 68 % de l'inertie totale répartie sur 4 axes. L'analyse des contributions relatives des espèces aux axes (tableau 16) et l'examen de leurs coordonnées factorielles (figure 19) montrent que l'axe 1 oppose principalement les peuplements structurés par le mulot, à ceux structurés par le campagnol agreste. L'axe 2 opposerait plutôt les peuplements structurés par le mulot à ceux structurés par le campagnol roussâtre. La contribution du campagnol souterrain est prédominante sur l'axe 3 où il est opposé au campagnol agreste, mais cet axe ne représente que 19 % de l'inertie totale. Les musaraignes couronnées sont parfaitement ubiquistes dans cette analyse (contributions équivalentes sur les 3 premiers axes au moins).

	valeurs propres	% inertie	% cumulés
Axe 1	0,5	43	43
Axe 2	0,29	25	68
Axe 3	0,22	19	88
Axe 4	0,14	12	100

Tableau 15 - Contribution relative des axes principaux à l'inertie totale du tableau de données (forêt, *M. arvalis* exclu).

	Axe 1	Axe 2	autres axes
Ap	47,1	52,9	0,0
Cg	18,1	70,7	11,2
Pi	15,5	0,2	84,3
Mg	82,6	5,1	12,3
Sa	12,1	6,7	81,2

Tableau 16 - Contribution relative des espèces aux axes principaux (forêt, *M. arvalis* exclu). Le total de chaque ligne est égal à 100 %.

La carte factorielle (figure 19) montre que les milieux forestiers s'ordonnent selon deux pôles principaux de peuplement :

- (1) *M. agrestis*/*P. subterraneus* = friches et jeunes plantations inférieures à 6 m ;
- (2) *Apodemus sp*/*C. glareolus* = stations boisées supérieures à 6 m.

Le groupement des milieux "à couverture buissonnante continue" autour du campagnol roussâtre (*Cervus le mulot*), montre que sa présence et son abondance sont favorisées par ce caractère de végétation.

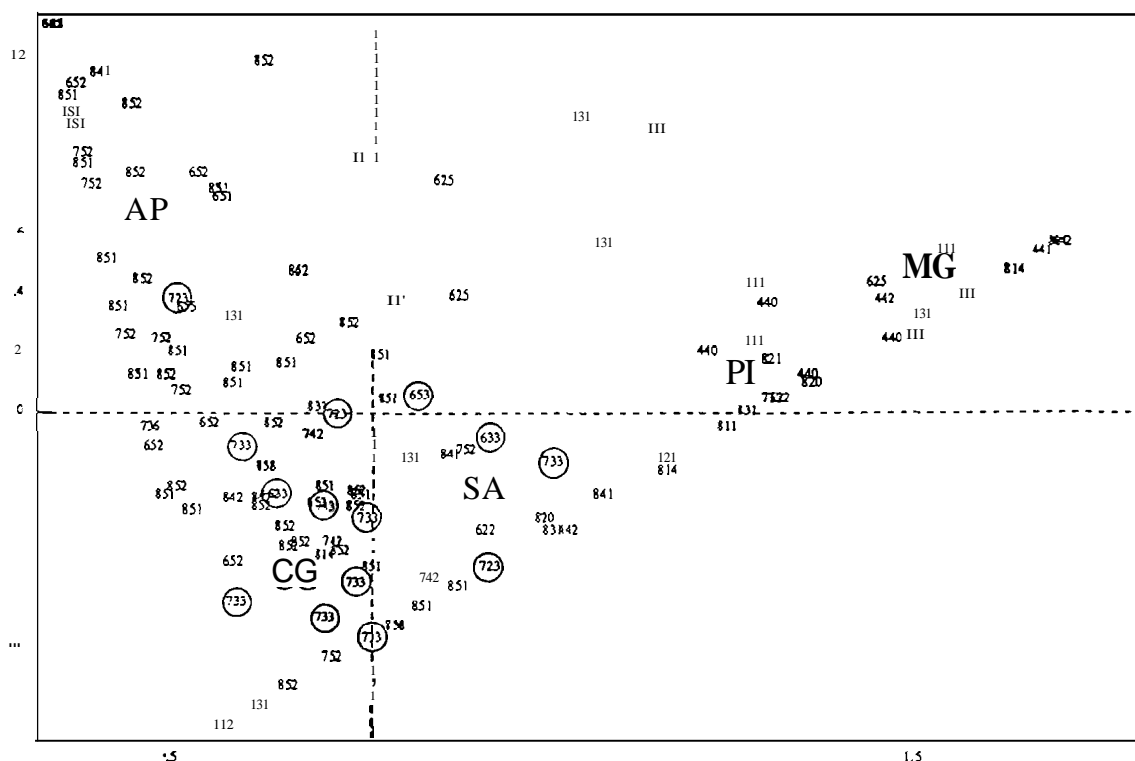


Figure 19 - Carte des lignes de pièges (objets) et des espèces (descripteurs), dans l'espace des deux premiers axes factoriels, prenant en compte la forêt uniquement, sans *Microtus arvalis*. Symboles des espèces : AP = *Apodemus sp.* ; CG = *Clethrionomys glareolus* ; MG = *Microtus agrestis* ; PI = *Pitymys subterraneus* ; SA = *Sorex araneus* ou *coronatus*. Chaque ligne est représentée par trois chiffres indicatifs de la station où elle a été posée. Symboles des lignes: 44x = friche .. pour /es autres stations (i) premier chiffre : 6 = station ligneuse feuillue .. 7 = station ligneuse mixte ; 8 = station ligneuse résineuse (ii) deuxième chiffre : 1 = .. hauteur végétation (HV) < 1 m ; 2 = HV comprise entre 1 et 2,5 m .. 3 = HV comprise entre 2,5 m et 6 m .. 4 = HV comprise entre 6 à 16 m .. 5 = HV dépassant 16 m (iii) troisième chiffre: 1 ou 4 = pas de couverture buissonnante .. 2 ou 5 = couverture buissonnante en taches .. 3 ou 6 = couverture buissonnante continue. Les lignes entourées d'un cercle correspondent aux stations forestières à couverture dense.

Sur la base de cette analyse et de l'examen individuel des captures selon les milieux, une première tentative de définition des habitats propres à chaque espèce peut être tentée:

campagnol des champs: prairies permanentes, parfois transgressif jusque dans la forêt dans ses phases d'abondance; présence de populations faiblement isolées dans les enclaves prairiales, les friches forestières et quelques jeunes plantations.

campagnol terrestre : mêmes habitats que le campagnol des champs.

campagnol agreste: friches et plantations boisées où existe encore une couverture herbacée graminéenne importante et dense. Près de 17 % des captures (52/309) sont cependant réalisées dans des milieux forts différents (prairies permanentes, haies, stations forestières âgées, etc.).

mulotes : toutes stations boisées (haies, forêt, voire la proximité d'un arbre isolé dans une prairie).

campagnol roussâtre : stations boisées du bocage (haies) et de la forêt. Espèce favorisée par un couvert buissonnant dense et la présence au sol de feuilles, branches mortes et souches déracinées. Ce résultat est conforme avec ceux obtenus en forêt de Fontainebleau (Spitz, 1974) et dans le sud du Massif Central (Treussier, 1976). Quelques rares captures d'individus probablement erratiques sont observés dans d'autres milieux, comme la prairie permanente (6/1065 = 0,6 %).

musamignes couronnées: ubiquistes favorisées par les milieux fermés.

campagnol souterrain : dans les cartes factorielles, sa position est toujours intermédiaire entre d'une part les "friches et jeunes plantations à campagnol agreste", et d'autre part soit les "milieux boisés à mulots et campagnol roussâtre", soit les prairies à "campagnol des champs et campagnol terrestre". Ce n'est pas un animal ubiquiste comme les musaraignes couronnées car sa capture est peu fréquente dans la prairie permanente (10/227 captures, soit 4,4 % seulement), de même que dans la haute futaie (6/227 captures soit 2,6 %). Je le définirais donc volontiers comme l'animal des zones de transition, des lisières, des friches et jeunes plantations à couverture graminéenne plus ou moins importante.

4.2.2.2. LES USAGES DES STATIONS

Les tableaux 17 montrent qu'à part quelques exceptions, discutées d'après, le peuplement d'une lisière est proche de celui des stations qui la compose (cf tableaux 9 et 12 *supra*). Des gradients de présence cohérents peuvent être observés des lisières ombrées (ex. : entre deux milieux ouverts) aux lisières semi-ouvertes (ex. : entre un milieu ouvert et un milieu fermé) et aux lisières fermées (ex. : entre deux milieux fermés).

FORETS	Sa	Ap	Cg	Pi	Mg	Ma	At	Nf	Csp	
Herbages permanents/ forêt < 6 m	50% (5)	40% (4)	40% (4)	50% (5)	50% (5)	50% (5)	0% (0)	10% (1)	0% (0)	N= 10
Herbages permanents/ forêt > 6 m	73% (19)	77% (20)	81% (21)	50% (13)	42% (11)	38% (10)	15% (4)	0% (0)	0% (0)	N=26
Lisières internes à la forêt	88% (7)	75% (6)	75% (6)	25% (2)	13% (1)	0% (0)	13% (1)	0% (0)	0% (0)	N=8
	+	+	+	+	+	+				

17a

OPENFIELD ET BOCAGE	Ma	Sa	Al	Mg	Pi	Ap	Cg	Csp	Nf	
Herbages permanents/ herbages permanents	83% (5)	33% (2)	17% (1)	17% (1)	0% (0)	0% (0)	0% (0)	0% (0)	0% (0)	N=6
Labours/herbages permanents	100% (19)	26% (5)	11% (2)	0% (0)	5% (1)	37% (7)	0% (0)	0% (0)	0% (0)	N= 19
Herbages permanents/friches	88% (30)	24% (7)	9% (3)	6% (2)	29% (10)	32% (11)	15% (5)	3% (1)	3% (1)	N=34
Herbages anciennes haies	44% (7)	81% (13)	13% (2)	6% (1)	38% (3)	81% (13)	63% (10)	6% (1)	0% (0)	N= 16
	+	+		+	+	+	+			

17b

VILLAGE	Sa	Ap	Cg	Ma	Mg	Csp	Pi	At	Nf	
Stations herbeuses et friches (lis. & cent.)	21% (3)	29% (4)	14% (2)	36% (5)	21% (3)	21% (7)	14% (2)	14% (2)	0% (0)	N= 14
Stations herbeuses/haies	55% (6)	45% (5)	45% (5)	18% (2)	18% (2)	0% (0)	27% (3)	0% (0)	0% (0)	N=11
	+	+	+	+	+	+	+			

17c

Tableau 17 - Fréquence d'apparition de chaque espèce dans l'ensemble des lignes de pièges INRA ayant réalisé au moins une capture, dans les lisières (17a : lisières forestières, 17b : lisières de l'openfield et du bocage ; 17c : village).

La valeur statistique de cette affirmation ne peut être confirmée par les valeurs internes des tableaux, qui portent sur des effectifs de lignes souvent faibles (comprises entre 6 et 34), conduisant, même avec les statistiques non paramétriques pourtant peu contraignantes, à être en deçà des limites de validité des tests d'hypothèses (χ^2 , etc.). Mais cette valeur peut-être prouvée de façon externe au tableau : les descriptifs d'habitats par espèce, énoncés dans le paragraphe précédent, permettent de prévoir le sens des gradients que l'on peut s'attendre à observer lors du contact entre deux stations. J'ai donc souligné dans le tableau la conformité des résultats à cette prévision (+), ou leur non-conformité (-). L'hypothèse nulle (observés sont le fruit du hasard) devrait conduire à observer autant de cas conformes que de cas non-conformes: tel n'est pas le cas à un risque compris entre 0,05 et 0,01. L'hypothèse nulle peut donc être rejetée.

Cette démonstration montre incidemment que les variables obtenues à partir des captures par piégeage en ligne ne peuvent être traitées comme des variables aléatoires simples, et que l'interprétation de tableaux de données bâtis sur cette base sort du champ des attitudes statistiques classiques.

Les résultats obtenus confirment la position du campagnol souterrain comme espèce des lisières de friches et de milieux fermés (dans les lisières internes de la forêt, 7 lignes sur 8 correspondent à des lisières friches ou jeunes plantations/haute futaie). La présence importante des crocidures à proximité des friches du village est conforme aux données de la littérature sur *C. russula* (Hainard, 1987) : sur les 16 captures de crocidures, 3 seulement sont des leucodes (c. *leucodon* : 1 capture dans une haie du bocage, 2 dans les prairies de l'openfield) et les autres appartiennent à l'espèce *C. russula*. La musaraigne aquatique (*Neomys fodiens*) est ici une espèce de lisière de friches ou de jeunes plantations. Cette espèce ne se cantonne pas dans les milieux humides, très rares sur notre terrain d'étude. Les résultats qui portent sur *Anicola terrestris* sont quelque peu paradoxaux en regard de notre connaissance de l'espèce, et difficiles à interpréter.

Nous avons situé précédemment le groupe taxonomique des mulots, composé de deux espèces (*Apodemus flavicollis* et *A. sylvaticus*) très difficiles à séparer sur les seuls critères morphologiques, dans les peuplements des milieux boisés. La présence importante du groupe en lisière "labours/herbages permanents" mérite quelque approfondissement : 6 lignes (dont 4 avec capture de mulots) concernent des lisières de céréales en croissance ou mûres, et 13 (dont 3 avec captures de mulots) des labours nus de végétation. Au risque 0,09, on peut considérer que la capture des mulots est plus fréquente en bordure de champs de céréales en croissance, qu'en bordure de labours nus. On peut donc penser qu'à la croissance des céréales se superpose une colonisation du milieu par les mulots. S'agit-il d'une stratégie d'espèce (*sylvaticus* serait une espèce de lisières, de haies, de plein champ et de dunes alors que *flavicollis* serait une espèce de l'intérieur des forêts selon Hainard, 1988)? Seul un protocole d'étude des distributions intégrant la séparation des deux espèces (caryotypes ou marqueurs génétiques) permettrait de répondre à la question.

4.2.2.3. CONCLUSION

L'étude des cinétiques des populations de proies peut donc être entreprise sur la base d'une stratification des milieux fondée sur la caractérisation de leurs peuplements. 3 peuplements principaux ont pu être identifiés, nommés par les espèces qui se révèlent être les plus caractéristiques à la fois par leur présence et leur abondance. Cette identification ne doit pas masquer le fait que d'autres espèces sont également présentes. Elles peuvent être ubiquistes comme les musaraignes couronnées, ou plus rares et inféodées à un faciès particulier d'habitat comme par exemple *Crocidura russula* près du village, ou les musaraignes aquatiques en lisière de friches et de jeunes plantations. Elles peuvent également appartenir à d'autres peuplements comme parfois le

Tableau 18-Strates d'échantillonnage retenues a posteriori, après analyse de la structure du peuplement rongeurs. Les cinétiques de populations et leurs paramètres (§ 4.2.3) sont calculés sur cette base de regroupement des résultats de piégeage.

		Bocage	Forêt	Village
	Peuplements à <i>Apodemus</i> et <i>C. glareolus</i>	Haies	Stations boisées > 6 m	
	Peuplements à <i>M. agrestis</i> (et <i>P. subterraneus</i>)	friches et Lisières ouvertes (sauf Lisières de labours)	Friches et stations boisées < 6 m	
	Peuplements à <i>M. arvalis</i> et <i>A. leucotis</i>	Prairies permanentes	Prairies permanentes	Enclaves prairiales

campagnol des champs en station boisée, ou les mulots en lisière de labours. Le tableau 18 présente les strates retenues, qui tiennent compte à la fois des caractères des peuplements et du nombre de lignes disponibles dans chaque strate.

4.2.3. CINÉTIQUE DES POPULATIONS

4.2.3.1. DE L'AMPLITUDE DES VARIATIONS D'EFFECTIFS.

Le village présente des densités régulièrement faibles, et toujours inférieures à dix individus à l'hectare pour les espèces les plus abondantes (*M. arvalis*, *Apodemus sp.*, *P. subterraneus*, etc.). C'est d'ailleurs la chronicité de cette faible densité, pressentie dès les premières campagnes de piégeage, qui nous avait conduit à n'échantillonner le village qu'au printemps, date également la plus favorable pour capturer des rongeurs atteints d'échinococcose alvéolaire.

Le tableau 19 montre les valeurs maximales des indices d'abondance observés au niveau de la station (= à l'échelle d'une ligne de piège), qui contraste avec les zéros de populations régulièrement observés à ce niveau pour toutes les espèces. Les coefficients de ligne définis par Spitz *et al.* (1974), en apportant un ordre de grandeur des densités de population de chaque espèce (entre parenthèses) permettent de comparer leurs abondances respectives.

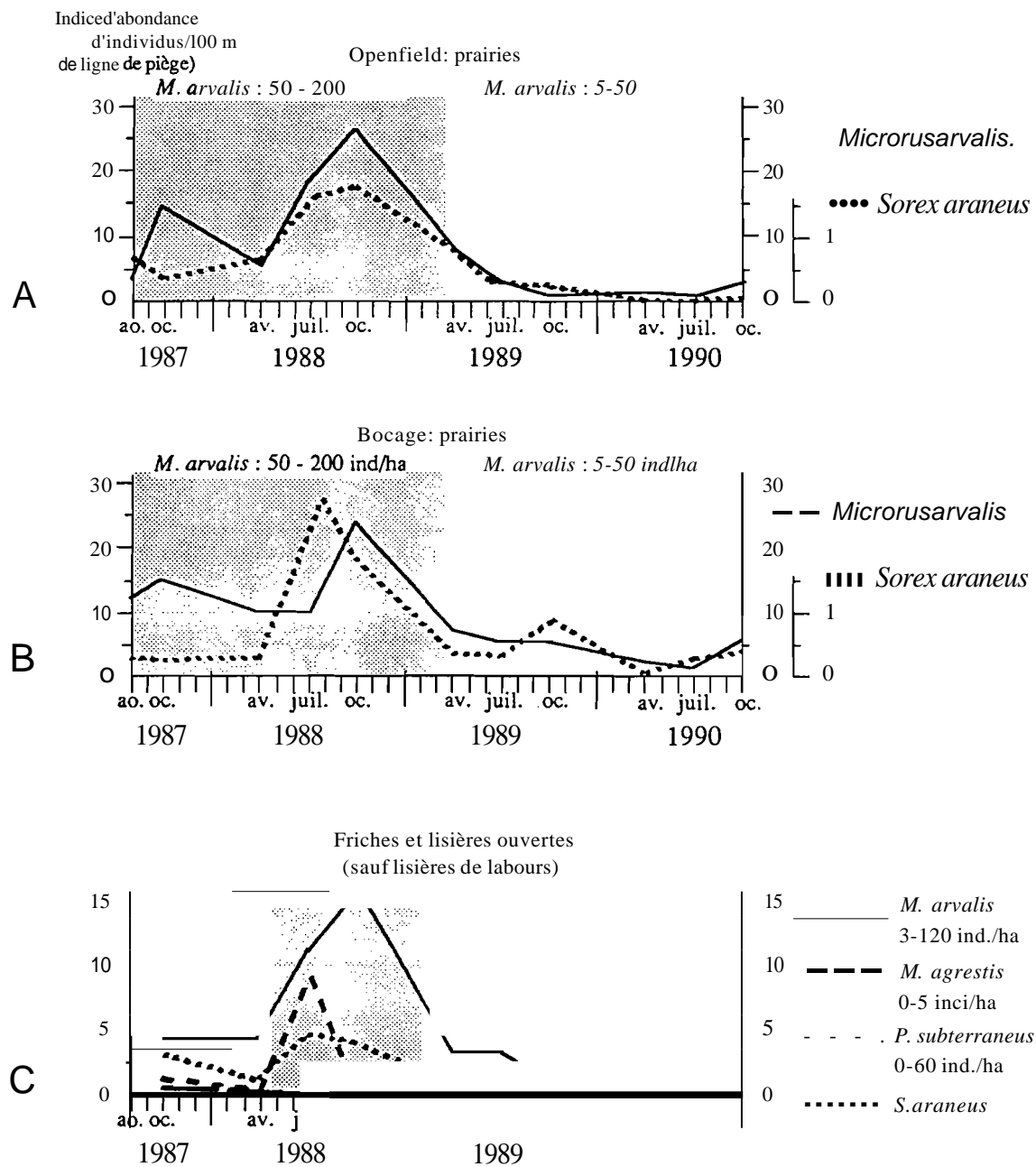
			Ap	Cg	Pi	Mg	Ma	Sa	
TOUS MILIEUX			Maxi	30	25	15	23	47	14
n = 591			Est. dens.	(60)	(75)	(105)	(100)	(350-400)	
OPENFIELD	Prairies permanentes	Maxi	4	0	0	1	47	3	
		n = 55	Est. dens.	(10)	(0)	(0)	(5)	(350-400)	
BOCAGE	Prairies permanentes	Maxi	1	3	3	1	45	14	
		n = 123	Est. dens.	(2)	(10)	(20)	(5)	(350-400)	
	Haies	Maxi	30	23	-	-	2	10	
		n = 35	Est. dens.	(60)	(70)	(35)	(50)	(15)	
BOCAGE et OPENRELD	Friches et lisières ouvertes (sauf lisières de labours)	Maxi	10	2	15	3	29	7	
		n = 66	Est. dens.	(20)	(5)	(105)	(15)	(240)	
FORET	Friches et stations boisées < 6 m	Maxi	14	25	11	23	24	14	
		n = 71	Est. dens.	(30)	(75)	(80)	(120)	(200)	
	Stations boisées > 6 m	Maxi		17	2	4	3	7	
n = 102			Est. dens.	(50)	(15)	(20)	(20)		

Tableau 19 - Valeurs maximales des indices d'abondance observées à l'échelle stationnelle (= 1 ligne de piège). Les chiffres entre parenthèses donnent l'ordre de grandeur des densités correspondantes (nombre d'animaux/ha). L'intensité des cases grisées souligne les valeurs de densité importantes: quels que soient les milieux considérés, le campagnol des champs fournit des densités maximales très supérieures aux autres espèces piégées.

Le campagnol des champs est l'espèce la mieux représentée. Elle colonise près de 60 % de la zone d'étude et atteint, dans la plupart des milieux occupés, des densités 3 à 5 fois supérieures à celles des autres espèces.

Les campagnols souterrains et agrestes peuvent constituer à l'échelle stationnelle, des réservoirs de proies potentiellement intéressants (50 à 100 individus par hectare). Mais la faible surface des milieux occupés, et la protection offerte respectivement par leurs mœurs très souterraines, ou/et par le couvert végétal graminéen dense de leurs habitats, rendent aléatoires leur découverte et leur exploitation régulière par le renard.

Les maxima de densités du campagnol roussâtre et des mulots sont 3 à 5 fois plus faibles que celles du campagnol des champs. Les habitats occupés par ces espèces constituent près de 40 % de la zone : mais les difficultés d'exploitation de milieux denses (buissons, ronces, etc.), et leur mobilité beaucoup plus grande, rendent *a priori* peu aisée leur exploitation par le renard.



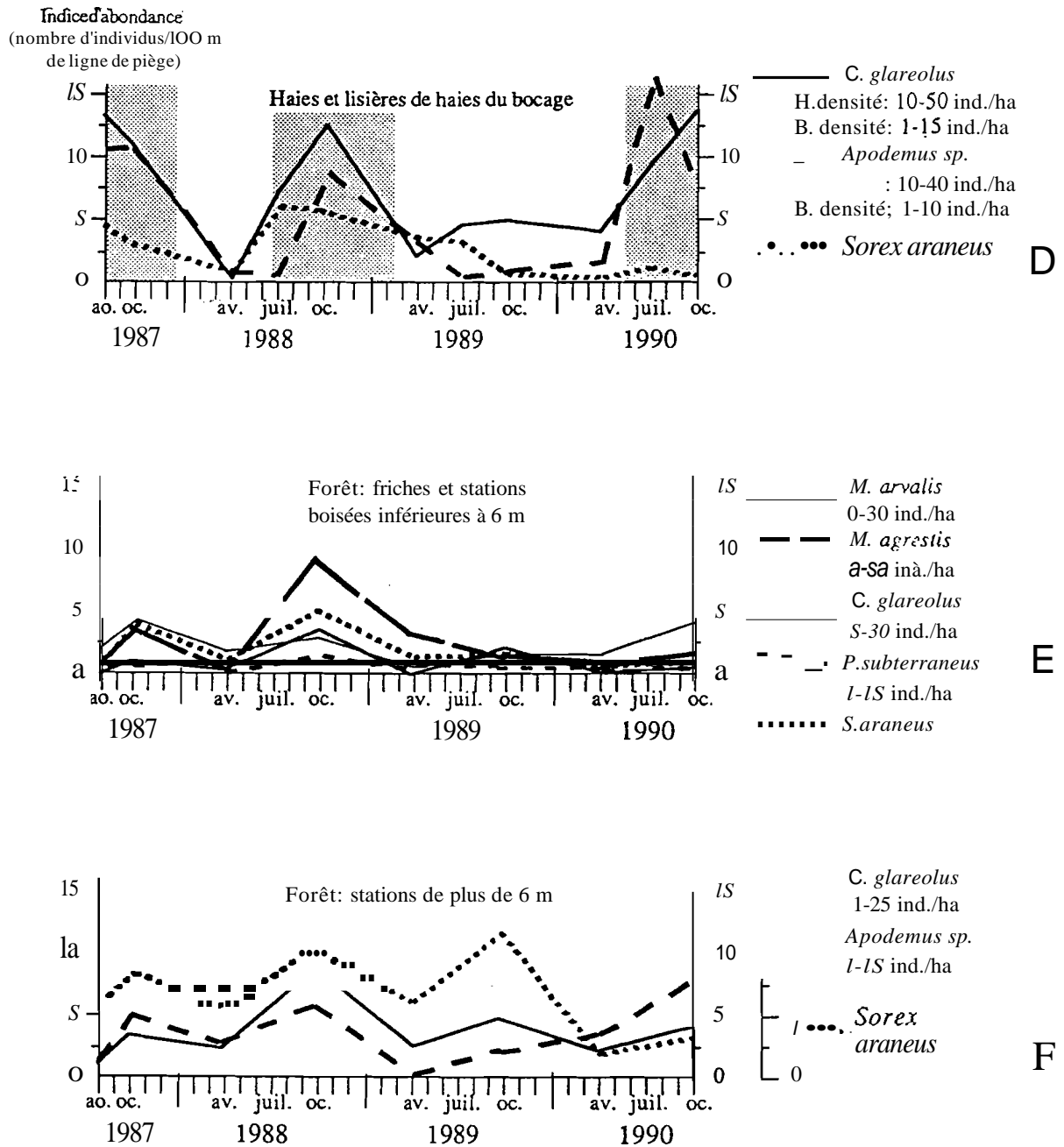


Figure 20 - Cinétiques des populations de micromammifères selon leur indice d'abondance (nombre moyen de captures par ligne) et les habitats. L'estimation des densités des rongeurs est obtenue en multipliant cet indice par des coefficients de lignes spécifiques (proportionnels à l'étendue du domaine vital de chaque espèce, et variant selon la saison de piégeage, cf Spitz et al., 1974 et § 4.2.1.); les grandeurs minimales et maximales obtenues sont données en toutes lettres en marge des graphes. Les zones grisées correspondent aux périodes d'abondance relative des espèces.

4.2.12. DE LA CINÉTIQUE DES POPULATIONS.

La figure 20 (pages précédentes) présente les variations des indices moyens d'abondance des principales espèces de micromammifères selon les milieux et le temps.

L'examen des cinétiques des campagnols roussâtres et des mulots, montre que l'amplitude de leurs variations de densité *moyenne* est beaucoup plus marquée dans les haies du bocage que dans la forêt (ex. : campagnol roussâtre: de près de 1 à 50 dans le bocage ; de plus de 1 à 25 en forêt; mulots: de 1 à 40 dans le bocage, de : à 15 en forêt).

L'examen des cinétiques de campagnols des champs permet de situer la phase de déclin (au sens de Krebs et Meyer, 1974) de l'espèce à la période hivernale 88/89.

Enfin, l'examen de l'ensemble des cinétiques montre leur relative synchronisation, à échelle interannuelle, matérialisée d'abord par le pic d'octobre 1988, ensuite par le déclin général printemps 1989 - printemps 1990, enfin par la croissance plus ou moins marquée des effectifs en octobre 1990, ces phénomènes étant moins perceptibles en forêt.

Si l'analyse précédente nous renseigne sur l'évolution moyenne de l'abondance des proies, elle nous donne peu de renseignements sur l'hétérogénéité de leur distribution. Deux critères ont été retenus pour aborder cette notion:

- le pourcentage de lignes pour lesquelles aucune capture de l'espèce n'a été obtenue;
- le pourcentage de lignes pour lesquelles l'estimation de densité dépasse 50 individus par hectare.

Le tableau 20 compare et oppose selon ces deux critères, et pour les espèces et les habitats les mieux représentés, les périodes de forte densité aux périodes de faible densité.

			Pourcentage de lignes sans capture			Pourcentage de lignes dépassant 50 ind./ha		
			1988	1989	1990	1988	1989	1990
			(n = 35)	(D = 36)	(D = 32)	(n = 35)	(D = 36)	(D = 32)
Prairies permanentes	BOCAGE	<i>M. arvalis</i>	3 %	22 %	28 %	77 %	31 %	19 %
		<i>S. araneus</i>	54 %	69 %	88 %			
	OPENFIELD	<i>M. arvalis</i>	0 %	27 %	21 %	75 %	27 %	5 %
		<i>S. araneus</i>	25 %	60 %	100 %			
FORET (> 6m)		<i>Apodemus sp.</i>	19 %	48 %	8 %	0 %	0 %	4 %
		<i>C. glareolus</i>	26 %	20 %	29 %	4 %	0 %	4 %
		<i>S. araneus</i>	37 %	32 %	67 %			
			(n = 27)	(D = 25)	(n = 24)	(n = 27)	(D = 25)	(n = 24)

2üb

Haies et de haies	Pourcentages de lignes sans capture		Pourcentages de lignes dépassant 50 ind./ha	
	1987-88-90 (n = 17)	1989 (n = 5)	1987-88-90 (n = 17)	1989 (n = 5)
<i>Apodemus sp.</i>	0 %	80 %	0 %	0 %
	12 %	20 %	35 %	20 %
<i>S. araneus</i>	18 %	20 %		

20a

Tableau 20 - Hétérogénéité des ressources en micromammifères selon les périodes. Les zones grisées correspondent aux périodes de forte densité. La régularité des variations saisonnières d'abondance (cf fig. 20) autorise la comparaison des données groupées par années entières pour les stations forestières et les prairies permanentes (20b). Par contre, les différences interannuelles de variations saisonnières dans les baies et les lisières de baies obligent à limiter les comparaisons au seul mois d'octobre (20a).

L'ensemble de ces résultats montre deux situations différentes:

- dans les biotopes à forte amplitude de variation (openfield et bocage, y compris les haies), on observe en période de faible densité d'une part une augmentation importante du pourcentage de lignes sans capture, et d'autre part une diminution du nombre de lignes supérieures à 50 ind/ha (à un risque compris en Le 0,07 et 0,04 : calcul fondé sur le rapport nombre de cas conformes à l'hypothèse exprimée/nombre de cas non conformes),
- dans les biotopes à faible amplitude de variation (forêt), les différences observées sont faibles ou non corrélées à la densité des populations.

4.2.4. DISCUSSION- CONCLUSION

L'étude ci-dessus prend en compte des données récoltées sur une courte période de temps (3 ans et demi). La reprise de résultats récoltés sur le même terrain d'étude à propos des rongeurs du bocage et de l'openfield (DeJattre *et al.* 1988, Le Pesteur 1990, Le Pesteur *et al.* 1991) permet de situer l'histoire du peuplement des milieux ouverts et semi-ouverts (la forêt n'est étudiée que depuis 1987).

Les populations de campagnols terrestres n'ont pas été échantillonnées régulièrement sur la zone d'étude par des techniques de piégeage appropriées (*cf. supra*). Nous bénéficions toutefois d'une part d'une cinétique estimée à partir d'études discontinues dans le temps (Delattre *et al.*, 1988) et d'autre part d'un certain nombre d'indications du Service Régional de Protection des Végétaux (Thévenin 1987, Régis Defaut: corn. pers.) qui procède régulièrement à des estimations spécifiques de densité par une méthode standard de piégeage en ligne (Pascal 1984, Rodolphe et Pascal 1985) en vue d'établir des alertes agricoles sur l'espèce. L'ensemble des données concorde pour situer, sur le secteur étudié, une phase de pullulation importante de 1979 à l'été 1982 (densités locales de 100 à 500 ind./ha et plus), ainsi qu'une brève période de croissance au cours de l'années 1986. De l'automne 1982 à l'automne 1990, cette espèce de grosse taille (80-120 g) s'est maintenue à densité faible (inférieure à 100 ind/ha en 1986) à très faible (quelques individus par hectare pour toutes les autres années). A l'automne 1990, une brusque croissance des effectifs s'est manifestée conduisant à des densités locales pouvant dépasser 400-500 individus à l'hectare dans certains milieux prairiaux encadrant la zone d'étude.

Les cinétiques comparées *A. terrestris*/*M. arvalis* sont présentées dans la figure 21. Dans le bocage et l'openfield, Le Pesteur (1990) note sur la période considérée une synchronie assez générale de fluctuation d'abondance des autres espèces (*M. agrestis*, *P. subterraneus*, *C. glareolus*) avec *M. arvalis*.

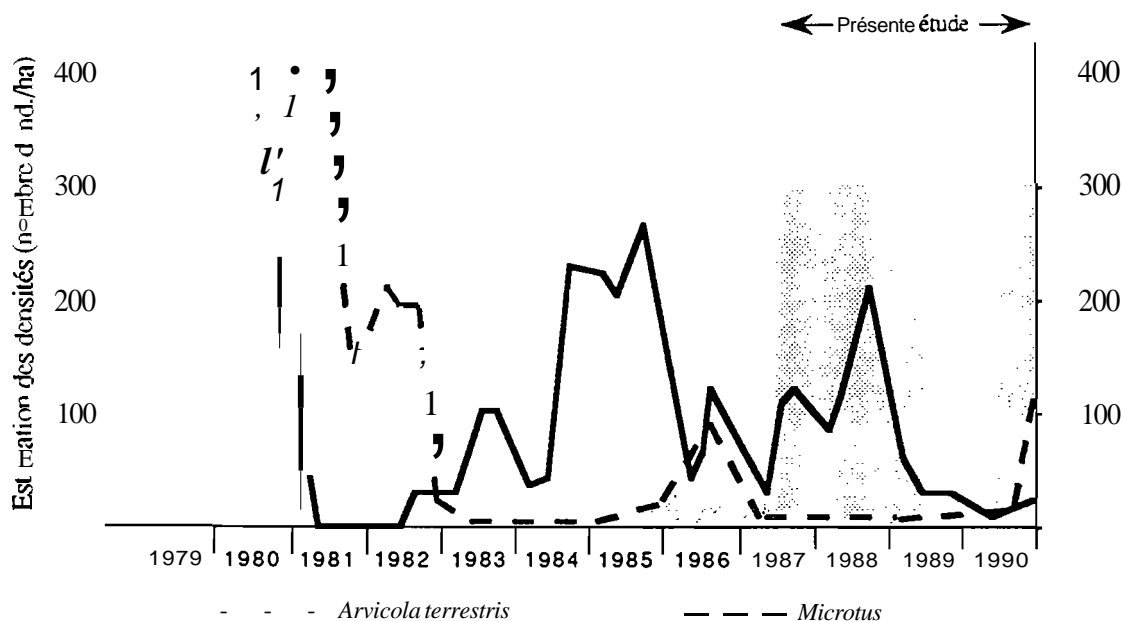


Figure 21 - Cinétiques de *Microtus arvalis* et *Arvicola terrestris* à l'échelle de l'ensemble du biotope étudié et de ses marges immédiates.

La présente étude (1987-1990) fait donc suite à une période de forte densité de l'ensemble des espèces de rongeurs de petites tailles, dans le bocage et l'openfield. Le déclin de population le plus proche, par sa durée (plusieurs saisons), de celui observé en 1989-1990, date de 1981-1982 (Le Pestureur 1990, Le Pestureur *et al.* 1991).

Ramenés au niveau du biotope, l'ensemble des résultats ci-dessus permet de décrire l'évolution de l'occupation de l'espace par les micromammifères (principalement rongeurs) de la manière suivante:

- *août 1987-août 1988*: le bocage et l'openfield présentent de hautes densités de campagnols des champs (espèce de capture facile du fait de son comportement, en moyenne 3 à 50 fois plus abondante que les autres, dans des milieux où elle est peu protégée par la végétation -prairies-). Les autres milieux présentent également des densités de rongeurs généralement supérieures à la moyenne des 3 ans et demi d'étude, particulièrement en 1988. Cette période est également une période de transgression des campagnols des champs vers les milieux forestiers.

- *printemps 1989-été 1990*: elle est marquée par le déclin numérique brutal de la population de campagnols des champs. Le bocage et l'openfield présentent alors des densités de population de rongeurs comparables aux milieux forestiers (quoique encore supérieures, d'un facteur d'ordre 1,5). La distribution des captures devient plus hétérogène (nombreuses lignes sans capture), et les densités locales maximales beaucoup plus faibles.

- *octobre 1990*: une augmentation générale des effectifs est sensible pour les petites espèces, mais les densités sont toujours du même ordre que durant la période printemps 1989-été 1990. Par contre, une croissance exponentielle de la population de campagnols terrestres, confère à cette espèce, par sa biomasse, une nette dominance locale dans les prairies situées aux deux extrémités de l'openfield, immédiatement extérieures à la zone d'étude.

- *sur l'ensemble de la période*, les abondances des rongeurs des milieux forestiers sont peu variables, et sont généralement plutôt faibles en regard de celles des milieux ouverts. Le village présente des abondances régulièrement très faibles.

4.3. OCCUPATION DE L'ESPACE PAR LE RENARD

Par son rôle d'hôte définitif principal en Europe tempérée, le renard tient dans le cycle de l'échinococcose alvéolaire une place fondamentale (Rausch, 1986). De nombreuses études ont été entreprises pour connaître son mode d'utilisation de l'espace, son régime alimentaire, son Organisation sociale (revues in Artois, 1989). Toutes concluent à la grande variabilité adaptative de l'espèce Ci) dans l'occupation d'habitats diversifiés (ü) dans son mode d'utilisation des ressources alimentaires (üj) dans son organisation sociale. Cette variabilité est encore accrue dans l'Est de la France par les épisodes de mortalité massive due à la rage, avec pour conséquence un déplacement continu de l'aire d'activité des individus (Artois et Aubert, 1985 ; Artois *et al.*, 1990). Dans ce contexte, auquel s'ajoute la grande variabilité inter-individuelle des comportements (Artois *et al.*, 1990), les études éthologiques détaillées menées sur quelques individus n'apportent pas toutes les informations nécessaires à la compréhension de la transmission de l'échinococcose alvéolaire au niveau des populations. Par ailleurs, les études menées à cette dernière échelle impliquant la capture des animaux, se heurtent à la lourdeur technique des dispositifs à mettre en œuvre (Wood, 1959 ; Leger *et al.*, 1985), ou à leur caractère perturbateur (tirs nocturnes) : elles ne peuvent pas être menées aux échelles adaptées d'espace et de temps où sont observées les cinétiques des populations proies (rongeurs), qui servent d'hôtes intermédiaires au Ténia.

Confrontés à cet obstacle technique, nous avons focalisé l'effort de recherche sur l'analyse des réponses de la population de renards présente sur le site d'étude, aux variations de la distribution spatiale et de l'abondance des rongeurs. Conformément à nos choix méthodologiques initiaux, nous avons fondé cette recherche sur l'étude conjointe de plusieurs indices d'activité dont le relevé d'une part n'est pas incompatible avec l'approche globale retenue, et d'autre part ne perturbe pas la population étudiée. Ces indices apportent simultanément des renseignements Ci) sur les variations d'effectifs des populations de renards, (ü) sur la fréquentation des milieux où leur infestation est susceptible de se réaliser (parcelles présentant des prévalences élevées chez les rongeurs), et (iii) sur les lieux où sont déposés les fèces, susceptibles de contaminer les hôtes intermédiaires. Nous avons également essayé d'éviter l'utilisation *a PriOri* d'estimateurs fondés sur des hypothèses de distributions statistiques simplistes et surtout invérifiées.

4.3.1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les indices d'activité du renard ont été obtenus par 4 méthodes :

- comptage nocturne au phare, conduisant à établir un indice déca kilométrique d'abondance des animaux (IKA) ;
- comptage de fèces sur parcours fixes conduisant à établir un indice déca kilométrique d'abondance des fèces (IKF) par type de milieu;
- étude des pistes d'animaux observées sur la neige;
- étude des variations du régime alimentaire à partir de restes trouvés dans les fèces.

4.3.1.1. COMPTAGES NOCTURNES: ÉCHELLE D'ÉTUDE SUPÉRIEURE À 50 km² (SECTEUR)

La technique des comptages nocturnes au phare est utilisée régulièrement dans le suivi routinier des variations d'abondance du renard (Artois 1981, Aubert *et al.* 1988, Stahl 1990, Stahl et Migot, 1990). Sa principale contrainte est de limiter la prospection à des biotopes suffisamment ouverts. La sensibilité des indices obtenus semble importante et leur variabilité acceptable: ceux recueillis après l'enlèvement de trois renards au moins (tir nocturne), lors de séries 3 comptages successifs sur des parcours de 30 à 99 km, sont significativement inférieurs à ceux recueillis avant les tirs (Stahl et Migot, 1990). Aubert *et al.* (1988) soulignent, de plus, que "la visibilité des renards est optimale au moment où la densité des renards est minimale" (hiver). Les variations saisonnières de végétation auront donc pour effet "d'estomper les variations saisonnières de la démographie". La fiabilité des variations de ce type d'indice lors de parcours fixes répétés dans les mêmes conditions est donc probablement assez forte.

Depuis avril 1989, nous avons procédé à des dénombrements sur un circuit fixe de 30 km, dont plus de 90 % s'effectue sur des routes et chemins hors forêt. L'itinéraire est parcouru en début de nuit, dans le même sens, lors de 4 périodes annuelles de comptage: décembre/janvier, avril, juillet/août, et octobre. La vitesse est réduite (10-20 km/h), et chaque côté est éclairé par un phare de 100 W manié de l'intérieur du véhicule. Pendant période de comptage 3 parcours au minimum sont effectués, sur un laps de temps n'excédant pas une semaine. Dans les rares cas où une variation importante des résultats a été notée d'une nuit à l'autre (effectifs environ 2 fois plus faibles que les autres nuits, événement l'on peut toujours relier à des changements climatologiques importants), les comptages ont été répétés jusqu'à l'obtention de résultats du même ordre 3 nuits de suite (ce qui nous a conduit, dans la pratique, à n'ajouter qu'une nuit à deux occasions sur les séries initiales). Seuls sont pris en compte les résultats obtenus lors de ces 3 nuits successives. L'indice d'abondance retenu est *l'effectif moyen observé pour 10 km de parcours*. Il correspond à l'état d'une population occupant une surface supérieure à 50 km², incluant les 14 km² de la zone d'étude des micromammifères et des autres indices (figure 22).

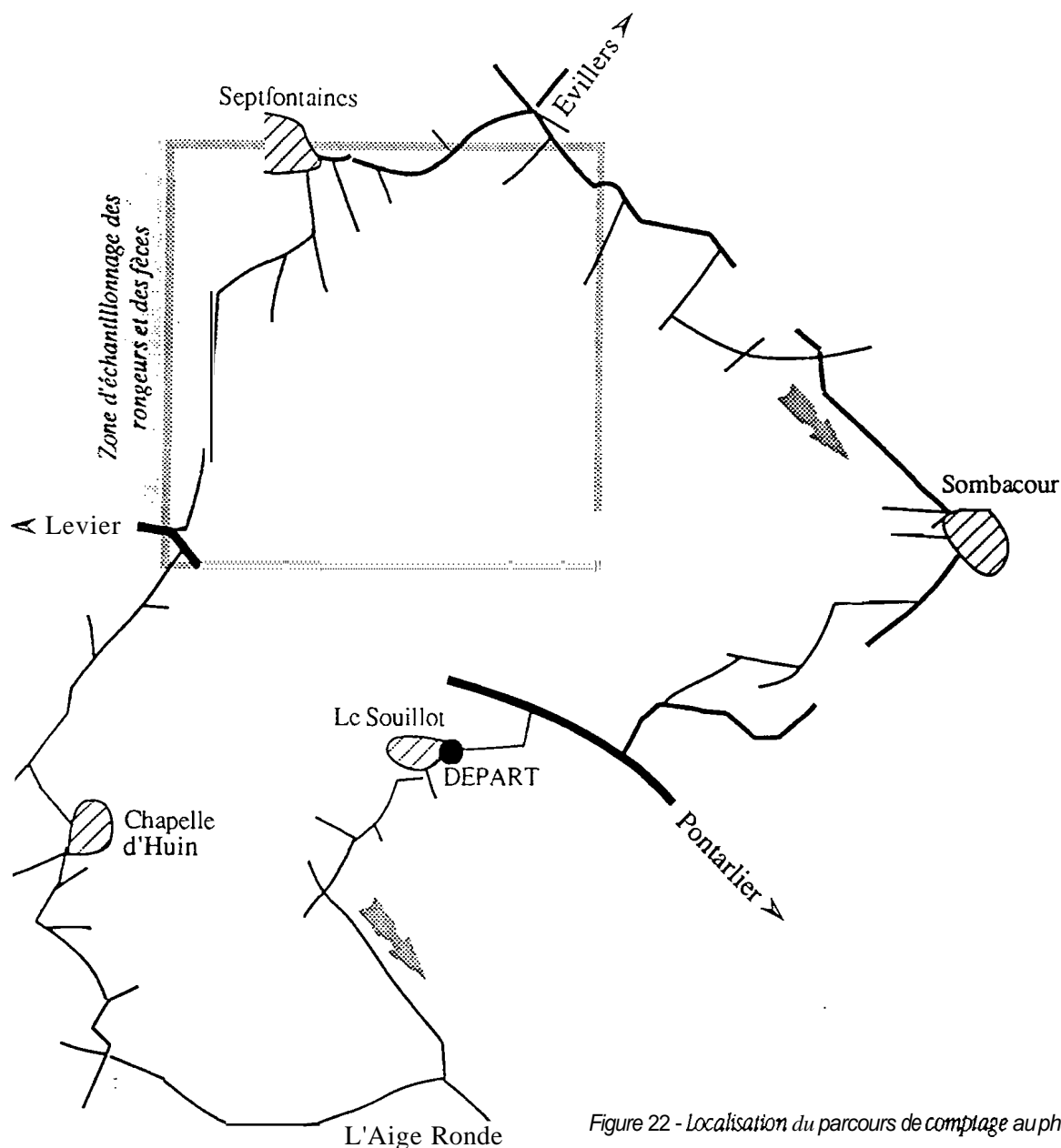


Figure 22 - Localisation du parcours de comptage au phare.

4.3.1.2. *COMPTAGE DES FÈCES : ÉCHELLE D'ÉTUDE = 14 km² (BIOTOPE)*

Il a été procédé à une partition de la zone d'étude en 7 strates d'échantillonnage:

- C1) lisière des labours de l'openfield et du bocage;
- (2) lisière des prairies bocagères (lisières de haies, friches sous les clôtures, etc.) ;
- (3) voie des milieux ouverts (routes goudronnées et chemins) : quand les voies étaient trop larges pour être prospectées en une fois par un seul observateur, elles faisaient l'objet de deux passages sur chaque bordure. L'indice est alors calculé sur la longueur de bordure totale parcourue.
- (4) centre des prairies bocagères (prairies pâturées dominantes) ;
- (5) prairies de l'openfield (prairies de fauche dominantes) ;
- (6) parcelles forestières ;
- (7) voies forestières (chemins empierrés essentiellement) : même remarque que pour (3).

Chaque strate a été échantillonnée à partir de 1989, selon des parcours pédestres dont la longueur est comprise entre 3 et 15 km. Les plus longs correspondent aux strates où la densité de fèces est la plus faible. De mai à septembre, les différences de hauteur de végétation rendent très inégales, d'une strate à l'autre, les probabilités de détection des fèces. De même à l'automne, la chute des feuilles et la hauteur de la végétation, relativement protégée des gelées, rendent les comptages très difficiles dans les parcelles forestières. Nous avons, de ce fait, limité les comptages aux périodes pour lesquelles les conditions d'observation rendent comparables les échantillonnages: soit pour l'ensemble des strates C1 à 7) les périodes de décembre-janvier 1989, 1990 et avril 1990 ; pour les strates 1 à 6, les périodes d'octobre 1989 et 1990 ; pour les strates 3 et 7 (voies) la période de juillet-août 1990. Chacun des comptages de janvier, octobre ou avril correspond ainsi à un parcours compris entre 40 et 57 km.

4.3.1.3. *PISTAGES SUR NEIGE: ÉCHELLE D'ÉTUDE = 14 km² (BIOTOPE)*

"Les anciens auteurs ont beaucoup appris sur les déplacements des renards principalement par le pistage sur neige" (Artois, 1989). Compte-tenu de la couverture neigeuse habituellement régulière de novembre à février, et de la haute prévalence de l'échinococcose alvéolaire vulpine à cette période (Grisot, 1990), nous comptons fonder l'étude de l'occupation de l'espace par le renard en hiver principalement sur cette méthode légère. Environ 25 et 22 km de prospection, dont 16 et 14 km de suivis de voies, ont été effectués respectivement pendant l'hiver 1987/88 et l'automne 1988. La couverture neigeuse fit ensuite défaut pendant les hivers 1988/89 et 1989/90.

Deux types d'observations furent utilisées:

C1) *Suivi de voies (= pistage proprement dit)* : une ou deux nuits après une chute de neige suffisante, un transect est parcouru jusqu'à la rencontre d'une voie de renard. Celle-ci est alors suivie sur la plus grande longueur possible, si possible dans le sens de déplacement de l'animal, ce qui facilite les interprétations. Le trajet est reporté sur une carte au 1/4000 (cf § 4.1.2) ainsi que les événements interprétés d'après les traces (marquages, dépôts de fèces, chasse, croisement d'autres pistes, etc.). Le parcours est ensuite séquencé et mesuré selon les parcelles traversées (prairies, haies, parcelles forestières, etc.) et les événements qui s'y rapportent. Un *indice de chasse* est défini comme le *rapport du nombre de traces se rapportant à une activité de chasse, au nombre de kilomètres parcourus*. Les activités de chasse sont recensées par les grattages, les restes de proies, les réserves alimentaires détectées, les décours très sinueux, etc. En cas de traversée d'une *zone plurispécifique de chasse* (cf *infra*, § 4.3.2.3.1.), dans lesquelles il est souvent difficile de séparer les traces de l'animal suivi de celles des autres carnivores, la zone est définie comme une activité (ce qui sous-estime considérablement le nombre d'activités élémentaires qui pourrait être rapporté au parcours, mais cette simplification ne gêne pas la suite de l'analyse).

(2) *Transect à l'échelle du biotope (= prospection)* : le biotope (forêt, openfield, bocage) est parcouru en transects, et les voies croisées sont notées, sans être suivies sur une longue distance. Cette technique est utilisée complémentarément à la précédente, principalement quand celle-ci conduit à formuler une hypothèse d'absence d'occupation de certains biotopes.

4.3.1.4. VARIATIONS DU RÉGIME ALIMENTAIRE : ÉCHELLE D'ÉTUDE SUPÉRIEURE À 14 km² (BIOTOPE).

Les fèces trouvées lors des parcours de comptage, lors des pistages sur neige, ou de toute autre occasion de parcours du terrain d'étude, ont été récoltées. Elles ont été déposées par des renards dont le domaine vital peut déborder les limites de la zone étudiée. L'échelle d'étude est donc supérieure à celle se rapportant à la distribution spatiale des fèces et aux pistages sur neige (14 km²), mais largement inférieure à celle se rapportant aux comptages au phare (50 km²). 225 fèces ont été analysées. Après avoir été stérilisées en étuve humide à 180° pendant 1/2 heure, elles ont été mises à tremper pendant 48 heures. Après homogénéisation par agitation, 500³ de la fraction liquide ont été prélevés et congelés, pour rechercher ultérieurement les soies de vers de terre. Les fèces ont ensuite été lavées à l'eau sur un tamis (maille 0,5 mm), puis mises à tremper une nuit dans de l'eau avec quelques gouttes de détergent. Après un dernier lavage, elles ont été séchées et les restes macroscopiquement identifiables ont été séparés des poils.

La présente étude vise l'estimation des variations d'abondance des restes de proies identifiées. Ces variations sont supposées refléter les changements du mode d'utilisation de l'espace par le renard. L'estimation du régime alimentaire selon la biomasse consommée, tentée dans les études sur la prédation, engage habituellement à combiner de façon discutable des estimateurs souvent biaisés, parfois inutiles (Corbett, 1989) (coefficients de digestibilité, introduction de masses arbitraires, proies négligées *a priori* comme les vers de terre et les mollusques, etc.). Elle prend rarement en compte le fait que les fèces constitués uniquement de fruits, ou riches en gastéropodes, sont de reconnaissance spécifique difficile chez le renard et très rapidement dégradés dans la nature. L'estimation de biomasse consommée, inutile pour la présente démonstration, a donc été écartée de cette analyse. Chez la fouine (*Martes foina*), les résultats d'identification des proies mammaliennes à partir de l'examen des restes macroscopiques sont fortement corrélés à ceux obtenus à partir d'examen de coupes de poils (Damange, Quéré *et al.* : en préparation). La présence des proies a donc été déterminée à partir de l'étude des restes macroscopiques chaque fois qu'ils étaient identifiables, et à partir de l'examen des coupes transversales de poils (Brunner et Coman 1974, Debruijn *et al.* 1982, Herrenschmidt 1980, Roger 1990) dans les autres cas (43 fèces, soit moins de 20 %). Par ailleurs, les soies de vers de terre ont été recherchées pour chaque fèces, au microscope (x 60), dans 3 gouttes du liquide de conservation décongelé (*cf supra*).

La nature des restes (dents ou poils) n'a pas permis de séparer *M. arvalis* de *M. agrestis*. La distinction de *P. subterraneus* des deux espèces précédentes a été impossible dans 28 % des cas. Les restes de ces trois espèces ont donc été répartis en 4 classes : (1) *M. arvalis* ou *M. agrestis* ou *P. subterraneus* ; (2) *M. arvalis* ou *M. agrestis*; (3) *M. arvalis*, (4) *P. subterraneus*. Aucun *P. subterraneus* n'a pu être identifié pendant la phase de forte densité de *M. arvalis* (avr. 87 - hiver 88/89). La comparaison des résultats de la période à forte densité de *M. arvalis* avec celle à faible densité (avr. 89 - oct. 90) selon le rapport "occurrence de *P. subterraneus*/occurrence des classes 2 et 3", montre que les différences ne sont pas statistiquement significatives ($\alpha = 0,25$). Le rapport "occurrences de la classe 4 / somme des occurrences des classes 2, 3 et 4" permet d'estimer à moins de 6% le taux d'occurrence de *Pitymys subterraneus*, parmi les 3 espèces. Elles ont donc été groupées dans l'analyse des résultats. La distinction par les restes osseux des genres *Mus* et *Apodemus* étant problématique, ils ont été regroupés formellement sous l'appellation "Muridae". L'abondance de *Mus musculus* est cependant très faible sur le terrain d'étude (*cf* 4.2.2), y compris dans le village à l'extérieur des habitations. Les occurrences du groupe "Muridae" peuvent donc être attribuées en quasi-totalité au genre *Apodemus*. Le lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*) est totalement absent du terrain d'étude: les apparitions de lagomorphes dans le régime peuvent donc être attribuées soit à la consommation de lièvre (*Lepus capensis*), soit à la consommation de lapin domestique.

Les résultats sont exprimés pour chaque groupe de proies en fréquence d'apparition (= fréquence d'occurrence). La diversité de chaque régime a été appréciée selon son entropie informationnelle (log de base 2), mesurée par l'indice de Shannon (Legendre et Legendre, 1989 : tome 1).

4.3.2. RÉSULTATS

4.12.1. VARIATIONS TEMPORELLES D'ABONDANCE DE LA POPULATION (ÉCHELLE DU SECTEUR)

Les résultats de comptage au phare (analyse limitée à la comparaison interannuelle des mois homologues), montrent un *déclin numérique de la population de renard observable dans les milieux ouverts au printemps 1989, suivi d'une phase de croissance à partir du printemps 1990* (figure 23).

Anecdote, mais néanmoins significatif du point de vue de l'épidémiologie de l'échinococcose alvéolaire (*cf supra*), 2 jeunes renards ont été observés dans les rues du village de Septfontaines à l'occasion d'un comptage au phare (8/8/90).

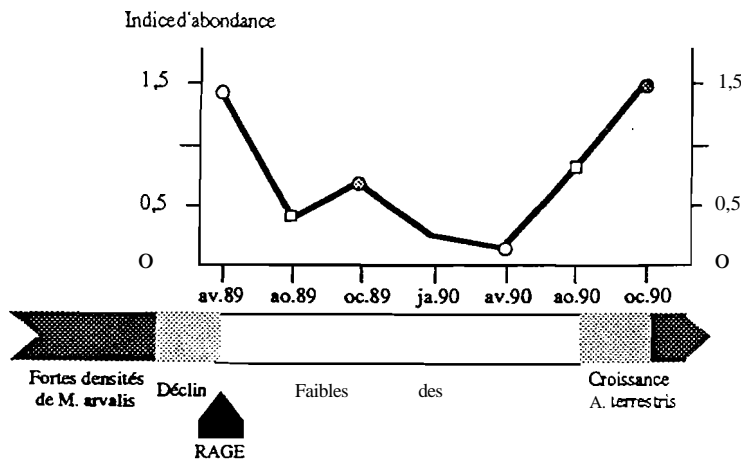
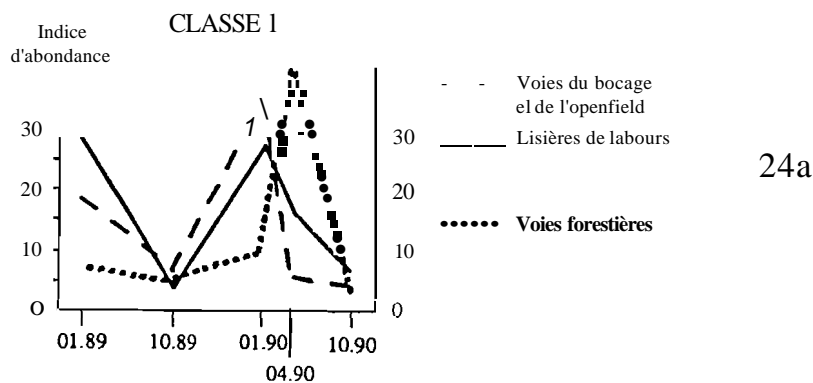


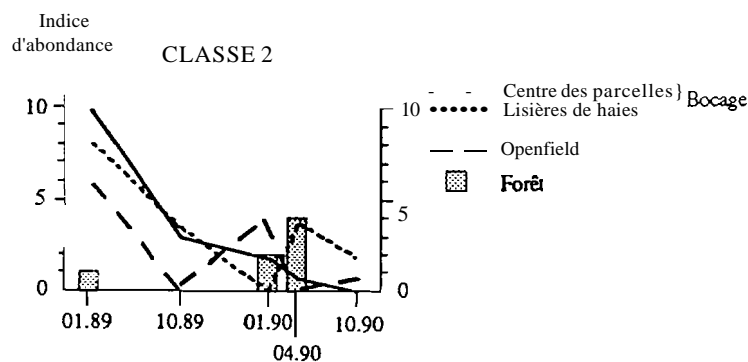
Figure 23 - Variations selon le temps, de l'indice décakilométrique d'observation des renards (parcours de comptage au phare). Les saisons homologues sont représentées par un symbole identique.

4.3.2.2. VARIATIONS SPATIO-TEMPORELLES D'ABONDANCE DES FECES (ECHELLE DU BIOTOPE)

Les résultats obtenus pour les comptages de fèces sur parcours (IKF) (tableau 2I) permettront de séparer d'une part (1) les milieux dans lesquels l'amplitude des variations saisonnières d'indice est supérieure à celle des variations inter-annuelles, et d'autre part (2) ceux dans lesquels l'amplitude des variations saisonnières est inférieure à celle des variations inter-annuelles (figure 24). La classe 1 correspond aux lisières incluant un milieu sans végétation (voies, labours nus, etc.) : dans ces milieux, les fèces sont observées à haute densité en hiver et au début du printemps. La classe 2 correspond aux centres de stations ou aux lisières de haies dans le bocage : dans ces milieux, les fèces sont observées à faible densité en toutes saisons.



24a



24b

Figure 24 - Variations selon le temps et les milieux de l'indice décakilométrique d'abondance des fèces de renard. 24a : milieux à forte abondance (classe 1); 24b : à faible abondance (classe 2).

			01.89	10.89	01.90	04.90	07.90	08.90	10.90
Classe 1	USIERES	Voies du bocage et de l'openfield	19 (6,4)	7 (10,8)	35 (4,9)	5 (5,6)	11 (5,4)	9 (3,5)	3 (8,7)
		Voies forestières	8 (9,0)	6 (10,4)	11 (4,7)	38 (4,0)	28 (2,9)	16 (3,2)	2 (4,4)
		Labours	28 (4,7)	4 (5,1)	27 (6,2)	16 (7,5)			4 (2,5)
Classe 2	CENTRE DES STATIONS	Bocage (haies)	8 (3,8)	3 (10,5)	0 (4,6)	4 (8,5)			2 (9,6)
		Bocage	6 (5,1)	0 (8,7)	4 (6,8)	0 (1,6)			1 (7,2)
		Openfield	10 (0,0)	3 (11,4)	2 (5,0)	1 (9,0)			0 (7,5)
		Forêt	1 (15,0)		2 (10,9)	4 (1,8)			
			(47 km)	(56,9 km)	(43,1 km)	(50,0 km)			

Tableau 21 - Résultats des parcours de comptage des fèces de renard. Entre parenthèses : nombre de kilomètres parcourus ; sans parenthèse : nombre de fèces observé pour 10 km de parcours (IKF).

4.12.2.1. ABONDANCE ABSOLUE DES FÈCES SELON LES MILIEUX

Si l'on considère qu'une bande de terrain 2 m de large est observée lors de chaque opération d'échantillonnage, l'indice kilométrique de fèces (IKF) peut être converti en nombre absolu de fèces déposé par type de milieu et sur la surface totale de biotope. Le tableau 22 montre que les milieux à rKF élevé (lisières de labours, de chemins, etc.), ne représentent que de très petites surfaces au niveau du biotope. Quelques dizaines de fèces suffisent pour observer de fortes densités stationnelles qui ne représentent que 3 à 10 % de l'ensemble des fèces déposées dans le biotope. Par contre, les milieux à faible IKF qui couvrent 98 % de la surface du biotope sont parsemés de plusieurs centaines, voire de milliers de fèces.

	Surface		Janv. 1989		Oct. 1989		Janv. 1990		Avr. 1990		Oct. 1990	
			IKF	Nombre	IKF	Nombre	IKF	Nombre	IKF	Nombre	IKF	Nombre
	ha	%	n/2ha	total	n/2ha	total	n/2ha	total	n/2ha	total	n/2ha	total
lisières de haies du bocage	17	1,2%	8	68	3	26	0	0	4	34	2	17
lisières de labours	1	0,1%	28	14	4	2	27	14	16	8	4	2
Voies du bocage et de l'openfield	8	0,6%	19	76	7	28	35	140	5	20	3	12
Voies forestières	4	0,3%	8	16	6	12	11	22	38	76	2	4
Bocage	570	40,7%	6	1710	0	0	4	1140	0	0	1	285
Openfield	250	17,9%	10	1250	3	375	2	250	1	125	0	0
	550	39,3%	1	275			2	550	4	1100		
Total	1400	100,0%		3409		(443)		2116		1363		(320)

Tableau 22 - Estimation du total des fèces déposés dans chaque milieu. Compte-tenu de la probable imprécision des estimations sur les milieux de surface importante, seuls sont à considérer les ordres relatifs de grandeurs des résultats obtenus.

4.3.2.2.2. LES INDICES DE FÈCES COMME INDICE DE FREQUENTATION DU BIOTOPE

L'importance des variations saisonnières d'abondance observées uniquement dans les lisières à IKF élevés, accrédite l'hypothèse selon laquelle les dépôts de fèces seraient ponctuellement renforcés par des comportements de marquage (période hivernale de pré-reproduction et reproduction). A l'inverse, les dépôts hors chemins et lisières de labours correspondraient à une activité moins territoriale et les rKF de ces milieux seraient alors mieux reliés à l'abondance réelle des renards et à leur mode d'utilisation du milieu. Dans ces conditions, la diminution de la pression de marquage en lisière ne serait mesurable qu'au cours de périodes de très faible densité de population.

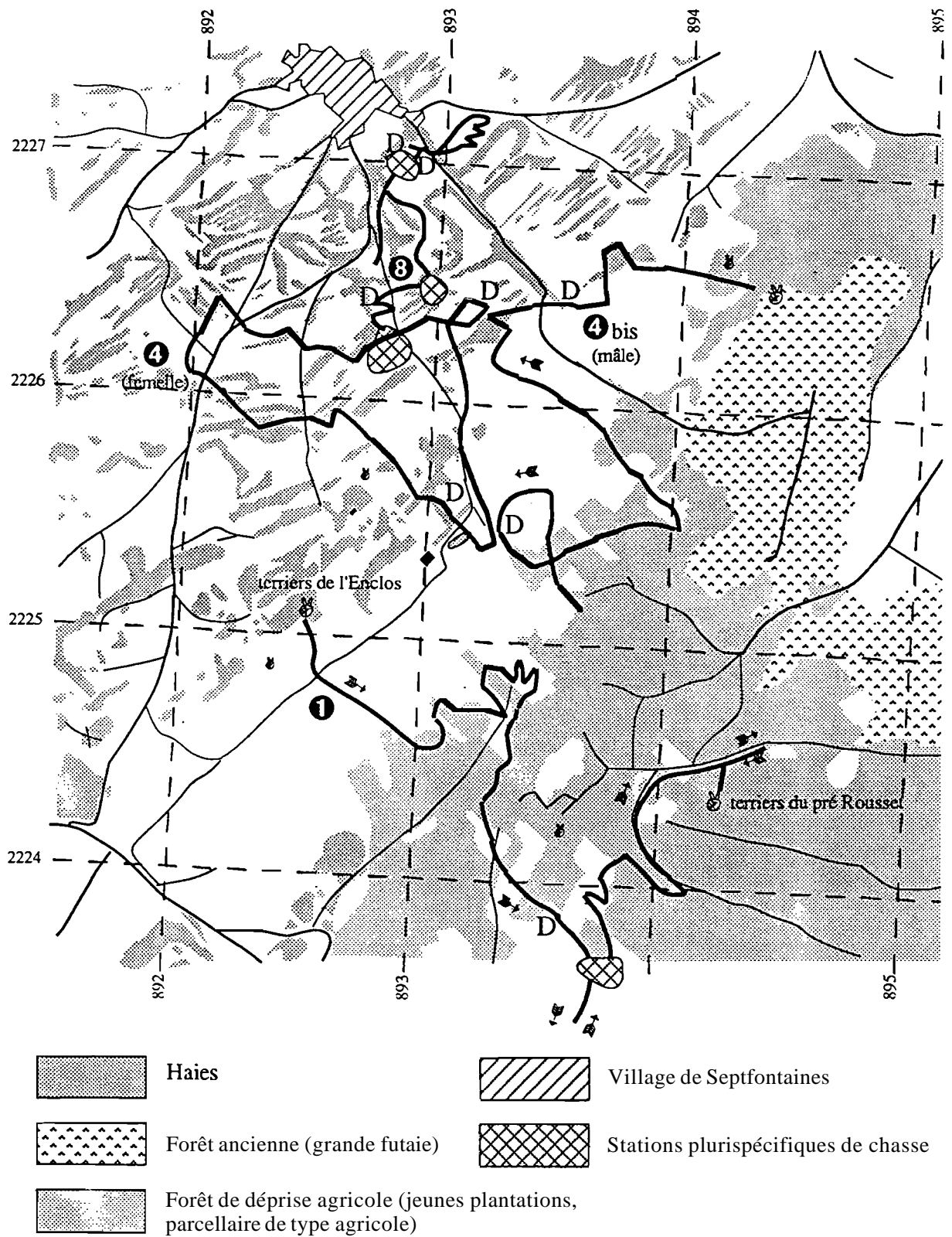


Figure 25 - Exemples de parcours obtenus par pistages sur neige. 0 : numéro du pistage ; ➔ : sens de déplacement de l'animal. D : dépôt de fèces. Le quadrillage correspond au carroyage Lambert éJendu (distance entre les lignes: 1 km).

4.3.2.3. VARIATIONS SPATIO-TEMPORELLES DE FREQUENTATION DES MILIEUX (ECHELLE DU BIOTOPE)---

4.3.2.3.1. *. FONDÉES SUR L'ANALYSE DES PISTAGES SUR NEIGE

L'analyse globale des pistages effectués pendant l'hiver 87/88 (tableau 23 : n° 1 à 5) indique l'absence d'activité de chasse dans les habitats forestiers, et l'utilisation préférentielle des prairies pour la prospection alimentaire' (tableau 24). Une prospection des stations forestières en mars sur un trajet de 4,6 km distant de 50-500 m de la lisière, puis de l'openfield, sur 3,4 km parallèlement à la lisière (parcours n° 6), montre (i) l'absence de traces de renard à l'intérieur de la forêt (alors que ce biotope est utilisé par le chat forestier, le genre *Martes* et l'hermine) (ii) leur présence dans l'openfield. Quatre voies de renard y sont observées, mais non suivies longuement : 2 présentent des traces d'activité de chasse (capture de campagnol, grattages et creusements). L'examen particulier du parcours n° 1, de 4,5 km (figure 25 page précédente), illustre la stratégie développée par un individu dans un laps de temps qui pourrait être celui de la nuit: début d'activité nocturne dans l'openfield après remisage diurne dans les terriers de l'Enclos (limite bocage/openfield) ; exploitation de quelques caches de nourriture (lièvre, chevreuil) ; et recherche de rongeurs dans l'openfield puis dans les prairies de lisières et des enclaves forestières; enfin après 3,5 km de ce type d'activité, entrée en forêt sans plus chercher de nourriture (en utilisant souvent les chemins, parfois au galop léger), et remisage probable aux terriers du Pré Roussel (à plus de 700 m de la lisière). La généralité de cette stratégie n'étant démentie ni par l'analyse globale des résultats (*cf supra*), ni par l'examen détaillé de chaque parcours, la forêt peut être considérée comme une zone de remisage, très peu ou pas exploitée pour l'alimentation.

	N° de parcours	Date de la dernière chute de neige	Date de suivi	Hauteur de neige (cm)	Méthode	Sexe	Distance totale parcourue (km)	Distance de suivi continu (km)	Σ distances de suivi occasionnels (km)
HIVER 87/88	2	7/8.01.88	8-9.01.88	2-3	pistage		4,5	4,5	
	3	8/19.02.88	9.02.88	15-20	pistage		1,8	1,7	
	4	9/10.02.88	10.01.88	2-20	pistage	mâle	1,3	1,0	
	4bis	12/13.02.88	13.02.88	10-30	pistage	fem.	3,8	3,8	
	5	12/13.02.88	14-15.02.88	10-30	pistage	mâle	3,6	3,2	
	6	12/13.02.88	15.02.88	10-20	Σ pist.		1,9	1,9	
AUTOMNE 88	7	7/8.03.88	10.03.88	30-60	prospcc.		8		0
	8	23.11.88	25.11.88	10-15			4,5		4,5
	9	19.12.88	22.12.88	10-15	prospec.		6		3,5
		19.12.88	23.12.88	10-15	prospec.		11		5,8
	TOTAUX						46,4	16,1	13,8
								29,9	

Tableau 23 - Bilan des pistages et des prospections sur neige. Σ pm. = somme de pistages courts.

Les conditions d'enneigement de l'automne 1988 (faible durée, mauvaises répartition et qualité de neige) n'ont pas permis de réaliser de longs pistages. Les relevés correspondent à des croisements de voies indiscernables. A l'instar de l'hiver 1987/88, les voies relevées en milieu forestier ne comportent que rarement des traces de recherche de nourriture (2 grattages rapprochés pour 4,8 km de suivi, soit un indice d'activité de chasse de 0,42). Les 7,8 km de voies relevées dans l'openfield et dans le bocage, les 1,2 km de voies relevées dans les enclaves herbacées de la forêt présentent respectivement un indice d'activité de chasse de 2,18 et de 3,30. La concordance de ces résultats avec ceux de l'hiver 87/88 est ainsi avérée. La fréquentation des abords immédiats du village, à la limite du bocage, sans être spécialement recherchée ni évitée, est patente à cette période, et conduit au dépôt de fèces à quelques mètres des habitations.

	distance étudiée (m)	nombre d'événements observés	Indice d'activité de chasse
Stations forestières	3385	0	0
Enclaves prairiales forestières	1110	5	4,5
Openfield ou bocage	11575	39	3,37

Tableau 24 - *Activité de chasse du renard dans les différents milieux traversés, déterminée par pistage sur neige. L'indice d'activité de chasse est défini comme le rapport du nombre de traces se rapportant à une activité de chasse, au nombre de kilomètres* (cf. § 4.3.1.3). Les "enclaves prairiales forestières" désignent ici des péninsules prairiales plus ou moins connectées à l'openfield, qui s'étendent dans la forêt de déprise agricole.

Que ce pendant l'hiver 87/88 ou l'automne 1988, les voies de renards **traversent** régulièrement des surfaces de 1 à 2 hectares intensément fréquentées par un grand nombre de carnivores (= station plurispécifique de chasse). Ces zones sont le siège d'un mélange inextricable de traces de plusieurs espèces (*Martes sp.*,

hermine, renard, chat forestier). Deux stations de ce type ont pu être identifiées lors des et prospections de l'hiver 87/88, et 6 à 8 (dont deux extrêmement fréquentées) lors de ceux de l'automne 1988. Elles sont situées dans le bocage, l'openfield, certaines enclaves herbacées forestières, et même dans de très jeunes plantations d'épicéa en bordure de l'openfield. Aucun critère autre que la présence de ces traces d'activité ne permet de les distinguer des milieux voisins. Ces observations indiquent néanmoins une réponse agrégative du peuplement de carnivores, dont le déterminisme est à élucider (plus grande abondance et/ou vulnérabilité locale des proies ?), car de nature à renforcer localement le flux parasite.

Enfin, aucun des parcours de l'openfield et du bocage ne nous a permis de mettre en évidence une fréquentation plus intense des lisières de champ labouré ou des bords de route.

4.3.2.32.... FONDÉES SUR L'ANALYSE DES VARIATIONS DU RÉGIME ALIMENTAIRE

La comparaison, selon les années et les saisons, des résultats obtenus à partir des fèces récoltées dans les milieux forestiers, avec ceux obtenus des milieux ouverts, ne fait apparaître aucune différence significative. Le spectre alimentaire global du renard (figure 26), déterminé à partir des fréquences d'occurrence de chaque catégorie (tableau 25 et figure 27a), est dominé par les petits rongeurs, notamment les genres *Microtus* (42 à 100 %), et *Arvicola* (9 à 67 %). Les genres *Apodemus* et *Clethrionomys* sont généralement peu représentés (2 à 17 %), sauf en une occasion (été 90 : 53 et 47 %) interprétée ci-dessous. La dominance des micromammifères dans le régime alimentaire est en bonne consonance avec celle observée en Lomine (Artois et Stahl, 1989), dans un système où sévit également l'échinococcose. L'apparition de catégories nettement saisonnières est sensible pour les vers de terre en avril et les fruits en automne et en hiver (figure 27b).

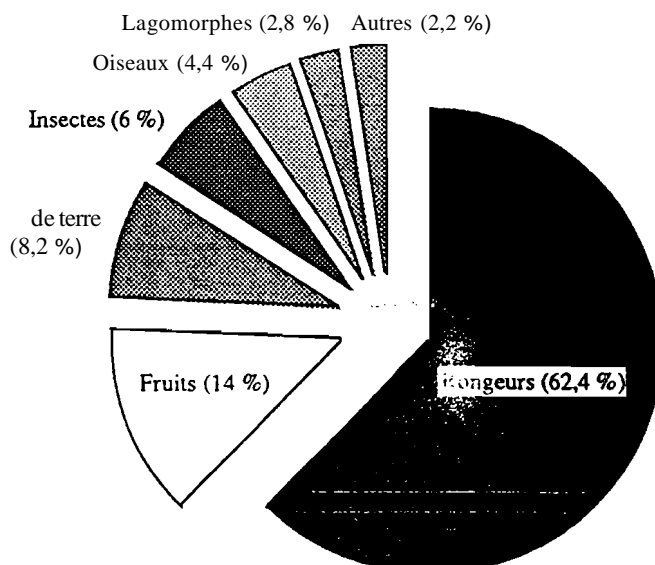


Figure 26 - Spectre alimentaire du renard, obtenu à partir de l'étude de la fréquence d'apparition des restes contenus dans les fèces, à l'échelle du biotope.

Le passage de la phase de forte densité de *M. arvalis* (période 04.87 - hiv. 88/89) à la phase de faible densité (période 04.89 - 10.90) s'accompagne d'une forte augmentation de l'indice de Shannon, représentatif de la diversité du régime alimentaire (tableau 25 et figure 27a).

La comparaison des périodes homologues de ces deux phases montre une diminution importante des fréquences d'apparition du groupe *Microtus-Pitymys*, et l'augmentation correspondante des fréquences d'apparition des groupes strictement liés aux milieux fermés (*Apodemus-Clethrionomys*) (tableau 25 et figure 27a). Le même type de comparaison souligne l'augmentation, pendant la période de faible densité de *M. arvalis*, de l'occurrence des invertébrés (principalement coléoptères et larves d'insectes ; différences significatives au risque 0,03 au mois d'avril), et des ruits (différences significatives, $\alpha < 0,001$, en hiver).

Le renard n'est connu localement ni pour ses rapines dans les clapiers, ni pour des visites systématiques des tas de fumier où pourraient être jetés les restes de lapin domestique. L'apparition régulière en toutes saisons de lagomorphes dans le régime alimentaire, à laquelle s'ajoute l'observation de déterrages de restes de lièvre lors des pistages sur neige, de même que de voies montrant ses techniques d'approche de l'espèce, suggère que le lièvre constitue une grande part des lagomorphes du régime, si ce n'est la totalité.

L'ensemble des résultats ci-dessus confirme donc que le renard (1) *exploite* (quasi-exclusivement ?) les milieux ouverts pendant la période de forte densité du campagnol des champs, et (2) *diversifie son régime* au déclin de la population de cette espèce, ce qui le conduit entre autre à capturer des rongeurs aussi difficiles d'accès que des *Apodemus* ou des *Clethrionomys* et à exploiter alors les habitats fermés (baies ou forêt ?). Cette réponse fonctionnelle au déclin de la population de campagnol des champs reflète sans aucun doute une difficulté à satisfaire ses besoins alimentaires malgré une exploitation encore importante des genres *Microtus* et *Arvicola*.

4.3.3. DISCUSSION-CONCLUSION

L'ensemble des observations ci-dessus tend à corroborer les conclusions suivantes :

1/ sur la distribution des fèces le biotope :

Les hautes densités de fèces notées par de nombreux auteurs (Herrenschmidt 1984, Artois *et al.* 1989, etc.) dans les lisières (chemins, labours, etc.) sont réalisées avec moins de 10 % du total de fèces émises. Plus de 90 % des fèces du renard sont donc dispersées dans les autres milieux, où elles sont observées à faible densité. Cette remarque a une conséquence directe au plan de l'épidémiologie de l'échinococcose alvéolaire. En phase de forte densité de *M. arvalis* les densités de fèces en lisière de labours, par exemple, sont seulement 2 à 4 fois plus fortes que dans les prairies environnantes. Pourtant les prévalences d'échinococcose alvéolaire chez *M. arvalis* y sont des centaines de fois plus fortes (Delaure *et al.*, 1988). Dans l'hypothèse où la probabilité d'infestation des rongeurs est une fonction linéaire de la densité des fèces, même si le marquage des lisières peut être considéré comme participant à la focalisation du cycle dans ces habitats, il n'explique pas à lui seul les fortes prévalences observées chez les rongeurs en lisière de labours et dans les bordures de route piétinées par le bétail (Delanre *et al.* 1988, 1990).

2/ sur les d'abondance du renard :

L'abondance des fèces émises hors lisière subit des variations saisonnières moindres que celle des fèces de lisière, et par contre de fortes variations interannuelles. Les variations d'abondance observées hors lisière seraient indépendantes des comportements de marquage saisonniers et pourraient ainsi constituer un indice fiable d'abondance de l'espèce. Cette hypothèse semble corroborée par l'observation d'une forte baisse de cet indice fèces, parallèlement à la diminution de l'indice obtenu par comptage au phare, pendant la période de déclin général des populations de campagnols (janv. 89-avr. 90). L'écart notable des résultats obtenus par ces deux indices en automne 1990, pourrait s'expliquer par les raisons conjointes suivantes : Ci) les 2 mesures ne sont pas faites à la même échelle (ii) l'automne est la saison durant laquelle se réalisent la dispersion des jeunes et les déplacements les plus importants chez les adultes (Artois, 1989), c'est donc la saison où les observations à une échelle locale (biotope) ont le plus de chance de trouver une explication à d'autres niveaux de perception (iii) l'automne 1990 est caractérisé par la présence de nombreux foyers locaux de croissance d'*A. terrestris* susceptibles de focaliser temporairement les activités de chasse de plusieurs individus: aucun de ses foyers n'a été observé dans la zone d'étude où sont effectués les parcours fèces (04 km²), tandis que plusieurs d'entre eux étaient situés dans la partie nord de la zone échantillonnée au phare (50 km²).

	O	O	*	O	*	O			
	04.87	04.88	hiv. 88/89	04.89	10.89	hiv. 89/90	04.90	été 90	10.90
<i>M. arvalis</i> , <i>M. agrestis</i> ou <i>P. subterraneus</i>	73 % (16)	100% (6)	86 % (44)	100 (2)	52 % (11)	44 % (19)	42 % (20)	42 % (8)	69 % (9)
<i>Arvicola terrestris</i>	32 % (7)	67 % (4)	14 % (7)		19 % (4)	9 % (4)	21 % (10)	26 % (5)	38 % (5)
Muridae	5 % (1)		2 % (1)		10 % (2)	7 % (3)	17 % (8)	53 % (10)	15 % (2)
<i>Clethrionomys</i>	5 % (1)				10 % (2)	2 % (1)	13 % (6)	47 % (9)	
Lagomorphes	5 % (1)				5 % (1)	7 % (3)	8 % (4)		8 % (1)
Oiseaux	5 % (1)		2 % (1)		19 % (4)	12 (5)	6 % (3)	11 % (2)	
Vers de terre	27 % (6)		6 % (3)		5 % (1)	7 % (3)	33 (16)	5 % (1)	
Insectes					5 % (1)	2 % (1)	25 % (12)	16 % (3)	38 % (5)
Fruits			14 % (7)		29 % (6)	65 % (28)	10 % (5)	11 % (2)	15 % (2)
Autres			2 % (1)			5 % (2)	8 % (4)	5 % (1)	8 % (1)
Total fèces	22	6	51	2	21	43	48	19	13
Indice de Shannon (H) H max du système = 3,32	2,04	0,97	1,56	-	2,70	2,47	3,07	2,77	2,41
Indice d'équitabilité	61 %	29 %	47 %	-	81 %	74 %	92 %	83 %	73 %

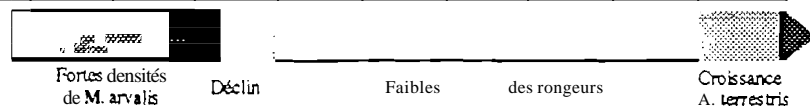
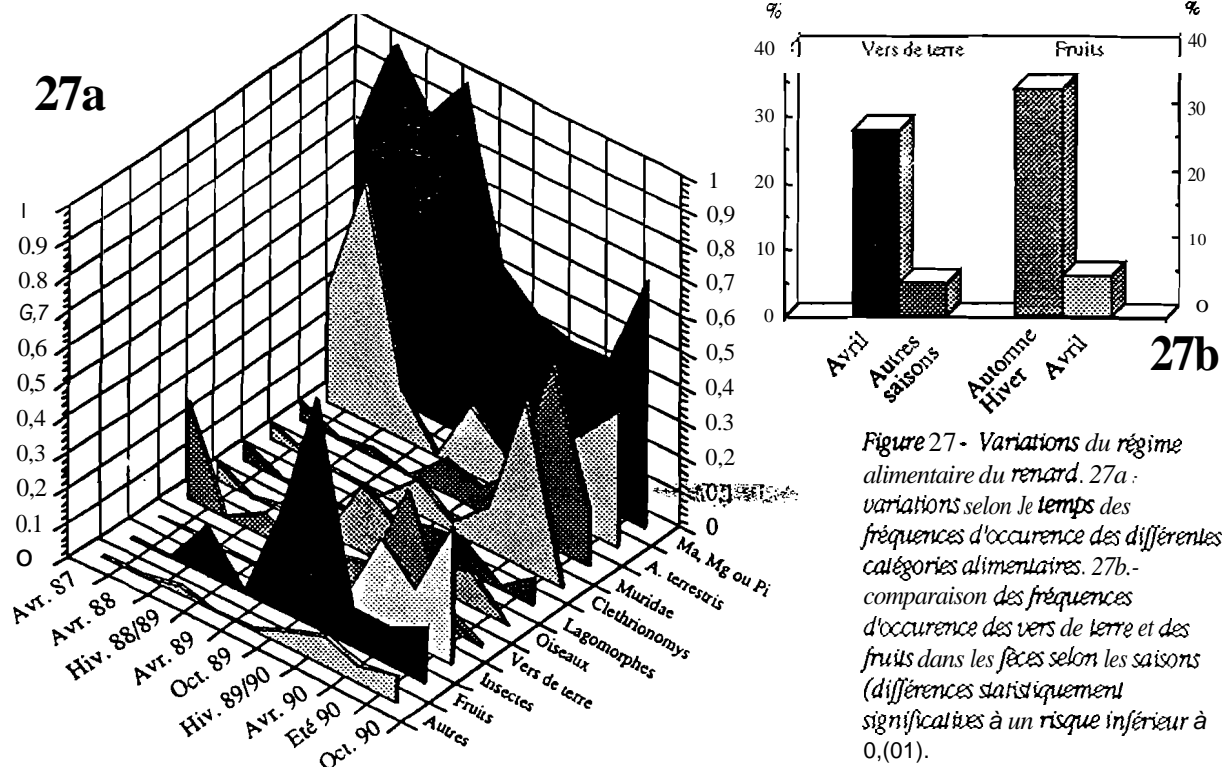


Tableau 25 - Evolution du spectre alimentaire du renard déterminée à partir des fréquences d'occurrence des restes alimentaires, dans les 225 fèces récoltés sur le terrain d'étude. L'indice d'équitabilité est le rapport entre l'indice de Shannon mesuré et la valeur maximale qu'il pourrait prendre. Les symboles en tête de colonne repèrent les saisons homologues.



L'ensemble des résultats corrobore un déclin de la population de renards dans les milieux ouverts, de l'hiver 88/89 au printemps 90 (comptages au phare et IKF), suivi d'une exploitation plus intense des espaces forestiers (IKF et régimes alimentaires). Ce déclin s'est effectué parallèlement à celui du peuplement micromammifères dans le biotope, et simultanément à un épisode rabique intense au printemps 1989. Les résultats obtenus à la fin de l'étude (été-automne 1990) montreraient une croissance de la population : doublement de l'indice "comptage au phare", d'oct. 89 à oct 90) à l'échelle du secteur, mais pas à l'échelle du biotope (IKF hors lisière constamment du même ordre de grandeur, faible, entre oct 89 et oct 90).

Il est évidemment difficile de séparer dans le déclin de la population de renard en 1989, l'incidence de la diminution des ressources alimentaires, de celle de la rage. On peut d'ailleurs se demander si le déclin des populations de rongeurs ne pourrait pas être favorable à la propagation du virus, en entraînant une activité de déplacement plus importante des renards, source de contacts plus nombreux entre les individus. Une réponse numérique de la population de renard à la raréfaction de *Microtus arvalis* peut donc être légitimement suspectée et sera argumentée plus loin sur d'autres bases. De telles réponses numériques de l'espèce aux variations d'abondance des populations de rongeurs sont revues in Artois, 1989 : en Suède (Von Schantz 1981), Lindstrom (1982), en Finlande (Kaikusalo 1979), en Ecosse (Kolb et Hewson 1982) et en Pologne (Ryszkowski 1982). On peut y ajouter une étude récente de Lindström (1989) en Suède.

3/ L'utilisation de l'espace et des ressources.

Les résultats de pistage sur neige, la distribution des fèces selon les habitats, et l'étude du régime alimentaire indiquent qu'en phase de forte densité de *M. arvalis*, le renard exploite presque exclusivement les rongeurs des milieux ouverts, une faible part de son activité se déroulant en forêt (remisage diurne). Le déclin de la population de *M. arvalis* conduit à une diminution de l'occurrence de l'espèce dans le régime alimentaire du renard, où elle reste cependant dominante. Le renard tend alors à diversifier son régime en exploitant les milieux fermés de son biotope, ce que paraît confirmer l'augmentation des IKF des stations forestières.

Artois et Stahl (1989) en Lorraine signalent une légère diminution de l'abondance des lièvres dans le régime des renards au profit des *Microtus*, dans une phase de croissance de densité de cette dernière espèce. Ce possible report (partiel) de prédation a déjà été mentionné par Goszczinsky (1974) et Ryszkowski (1982) en Pologne. La présente étude n'indique qu'une très faible augmentation, statistiquement non significative, de l'occurrence des lagomorphes dans le régime du renard, pendant la phase de déclin des *Microtus*. Mais l'indice d'abondance du lièvre mesuré lors des comptages au phare diminue de 4,3 à 1,3 observations/10 km, du mois d'avril 1989 (fin de la période d'abondance de *M. arvalis*) au mois d'avril 1990 (période de faible abondance), sans que cette diminution puisse être rapportée à une épidémie identifiée par les Fédérations Départementales de Chasse et les Services Vétérinaires Départementaux. Il est donc possible que le déclin du lièvre soit le résultat brutal et rapide d'une réponse fonctionnelle de l'ensemble du peuplement de carnivores à la diminution des densités de *M. arvalis*. Cette réponse d'ensemble expliquerait la faiblesse des variations d'occurrence de cette proie chez le renard en regard de la diminution importante de l'indice d'abondance du lièvre dans le milieu. L'idée que le déclin de la population de *M. arvalis* entraîne des changements profonds dans les stratégies d'exploitation du milieu par les carnivores, dont le renard, peut être en partie corroborée par ces observations.

L'opportunisme alimentaire du renard, tempéré d'un certain degré de spécialisation pour les rongeurs des milieux ouverts, a déjà été mentionné par Yoneda (1983) au Japon, et Artois et Stahl (1989) en Lorraine. Cette réponse fonctionnelle a une conséquence épidémiologique ; en phase de forte densité de *M. arvalis*, et plus généralement de rongeurs des prairies, le risque de contamination humaine par consommation d'aliments souillés par les fèces est très faible dans les stations forestières, sauf aux bordures de chemins occasionnellement marqués par les renards qui traversent la forêt pour leur remisage diurne. Il est par contre infiniment plus important dans le bocage, y compris dans les environs immédiats du village, l'openfield, voire les zones de déprise agricole récemment replantées en épicéa, où les densités de rongeurs sont élevées, et où certaines stations peuvent être très intensément fréquentées (avec défécation, comme par exemple les stations plurispécifiques de chasse).

4.4. OCCUPATION DE L'ESPACE PAR LES CHATS

Les populations de chat domestique (*Felis catus*) et de chat forestier (*Felis silvestris*) ont été étudiées à travers les comptages au phare depuis avril 1989, et pour le seul chat forestier à travers les comptages de fèces depuis octobre 1989 (cfs 4.3.1. : Matériel et méthodes). L'infestation de cette dernière espèce (*subspecies lybica*) n'a été prouvée qu'au Kazakhstan, près du lac Balkhash où les rats musqués, hôtes intermédiaires éventuels, sont nombreux (Bondareva 1966 in Rausch 1986). Il n'a jamais été établi que le chat forestier soit hôte définitif de l'échinococcose alvéolaire en Europe occidentale. Les résultats présentés ici permettent donc de préciser les variations d'exploitation du milieu Ci par le chat domestique, susceptible de porter la maladie au voisinage immédiat de l'homme (Petavy *et al.*, 1988), et iO par le chat forestier, dont l'analyse de la réponse aux variations d'abondance des proies conforte l'interprétation des tendances observées chez le renard.

4.4.1.... SUSCEPTIBLES D'ÊTRE INFESTÉS: LE CHAT DOMESTIQUE

La comparaison des résultats d'une période à très faible densité de *M. arvalis* (printemps/été 1990) à celle de moins faible densité (printemps/été 1989) montre, au risque 0,04, la plus grande dispersion des chats domestiques loin des villages quand les rongeurs sont plus abondants (tableau 26).

	densités moyennes de <i>M. arvalis</i> dans le bocage	
	25-50 ind./ha	5-25 ind./ha
village jusqu'à 100 m de la périphérie	31 % (n = 5)	62 % (n = 36)
plus de 100 m	69 % (n = 11)	38 % (n = 22)

Tableau 26 - Variations des fréquences d'observation des chats domestiques, selon la distance au village et la densité des rongeurs (comparaison de la période printemps/été 1989 à la période printemps/été 1990).

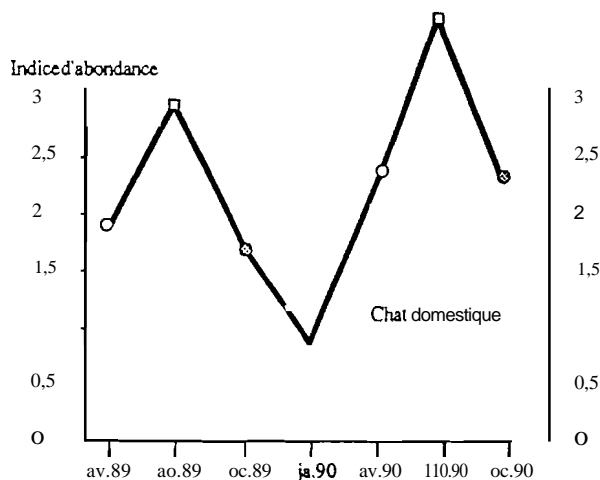


Figure 28 - Variations selon le temps, de l'indice kilométrique d'observation des chats domestiques (parcours de comptage au phare) les saisons homologues sont représentées par un symbole identique

L'indice kilométrique d'abondance du chat domestique (*Felis catus*) subit de fortes variations saisonnières et interannuelles. C'est en hiver que l'indice est le plus faible (figure 28). Ne disposant pas d'un document cartographique d'échelle adaptée, il ne nous a pas été possible d'étudier la répartition spatiale de l'espèce au printemps 1989. Les données récoltées à partir de l'été 1989 montrent que la baisse hivernale de l'indice d'abondance peut s'interpréter comme un renux des chats à l'intérieur des habitations (tableau 27). Cette observation est en concordance avec celle obtenue à l'échelle des 17 départements français de l'est et du nord de la France pratiquant le tir de nuit dans le cadre de la prophylaxie de la rage (Aubert *et al.* 1988).

Ces résultats permettent d'estimer les variations saisonnières du risque d'infestation du chat domestique:

- en hiver les possibilités d'infestation sont limitées aux environs très immédiats des villages. *Le risque est donc faible* (densités de rongeurs perpétuellement basses) *mais pas nul* comme en témoigne la découverte d'un campagnol souterrain parasité à une centaine de mètres des premières habitations (Delanre *et al.*, 1990).

- le risque est le plus fort au début du printemps (mars-avril), période de l'année

pendant laquelle 0) les chats domestiques fréquentent un grand nombre de biotopes convenables à l'extérieur du village, et (2) la prévalence de l'échinococcose alvéolaire chez les rongeurs est la plus élevée, car plus de 90 % de la population est constitué d'animaux ayant passé l'hiver et susceptibles d'être infestés (Delattre *et al.*, 1988).

- à partir du mois de mai-juin, la population de rongeurs est constituée pour plus des deux tiers d'animaux nés dans l'année, et leur proportion augmente jusqu'au mois d'octobre, période à laquelle ils forment la quasi-totalité de la population. Ces jeunes animaux sont indemnes d'échinococcose (Delattre *et al.* 1988, 1990). *La probabilité d'infestation du chat domestique est alors statistiquement faible à cause de la faible prévalence de la maladie dans la population de rongeurs.* Cette appréciation doit être modulée par l'existence de mécanismes de favorisation qui pourraient se manifester dans le couple rongeur/ténia (Delattre *et al.*, 1991).

L'existence régulière d'un cycle domestique entre le chat et les rongeurs commensaux (souris grise, rat, etc.), suspectée par Petavy *et al.* (1988), mais encore hypothétique, compliquerait singulièrement le modèle présenté ici.

4.42.... NON INFESTÉS (?) MAIS ÉCLAIRANT LA RELATION PRÉDATEUR/PROIE: LE CHAT FORESTIER

4.42.1. RÉSULTATS

Les résultats de comptage au phare suggèrent un déclin des effectifs de chat forestier dans les milieux ouverts, durant la phase de faible densité des micromammifères (figure 29).

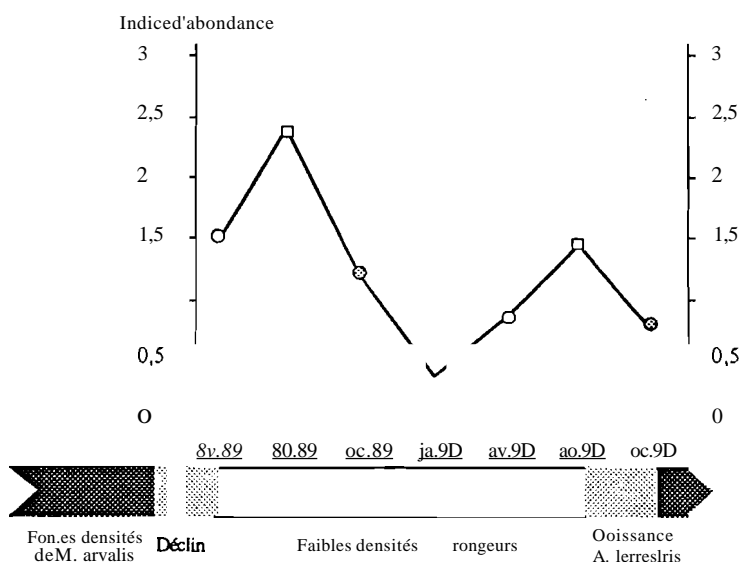


Figure 29 - Variations selon le temps, de l'indice décalométrique d'observation des chats forestiers (parcours de comptage au phare). Les saisons homologues sont représentées par un symbole identique.

Les fèces de chat forestier n'ont été comptées qu'à partir d'octobre 1989 (tableau 28), à l'occasion des parcours effectués dans le cadre de l'étude du renard. Comme pour cette dernière espèce, l'analyse des résultats oppose des milieux à forte densité de fèces (voies forestières et des milieux ouverts, les lisières de labours), aux milieux à faible densité (prairies du bocage, lisières de haies, openfield et forêt) (figure 30). La trop courte durée de l'étude ne nous permet pas d'avancer les mêmes hypothèses que pour le renard sur la saisonnalité du marquage territorial. L'absence de données quantitatives sur les densités de fèces (IKF) lors de la phase de

			10.89	01.90	04.90	07.90	08.90	10.90
Classe 1	LISIÈRES	Voies du bocage el de l'openfield	1 (10,5)	22 (4,9)	2 (5,6)	0 (5,4)	0 (3,5)	0 (5,7)
		Voies forestières	14 (10,4)	11 (4,7)	23 (4,0)	3 (2,9)	3 (3,2)	0 (4,4)
		Labours	6 (5,1)	10 (6,2)	0 (7,5)			0 (2,5)
Classe 2	CENTRE DES STATIONS	Bocage (haies)	1 (10,5)	0 (4,6)	1 (5,5)			0 (9,6)
		Bocage	0 (5,7)	3 (6,8)	3 (7,6)			1 (7,2)
		Openfield	0 (11,4)	2 (5,0)	0 (9,0)			0 (7,5)
		Forêt		1 (10,9)	1 (7,8)			
			(56,9 km)	(43,1 km)	(50,0)	(39,9 km)		

Tableau 28 - Résultats des parcours de comptage des fèces de chat forestier. Entre parenthèses : nombre de kilomètres parcourus ; sans parenthèse : nombre de fèces observé pour 10 km de parcours (IKF).

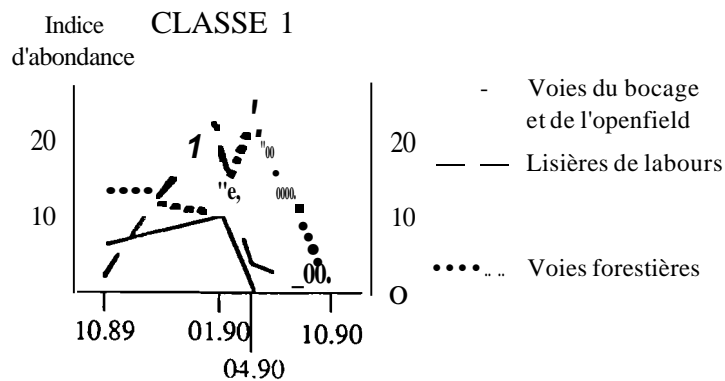
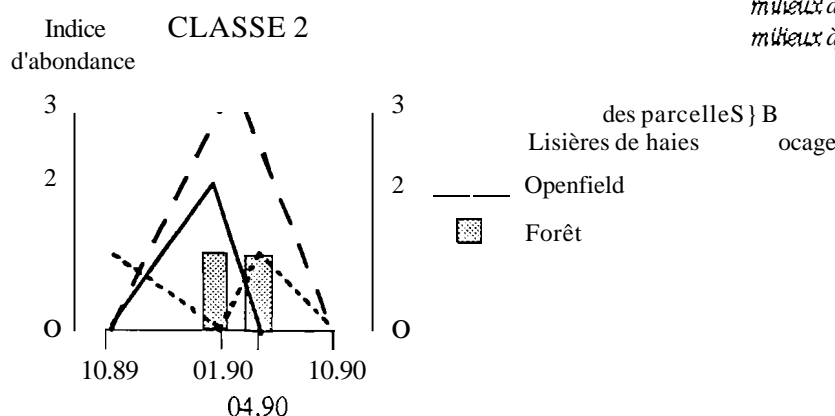


Figure 30 - Variations selon le temps et les milieux de l'indice décakilométrique d'abondance des fèces de chat forestier. 30a : milieux à forte abondance (classe 1), 30b : milieux à faible abondance (classe 2).



déclin des rongeurs rend problématique l'estimation des variations d'effectifs de chat forestier par cette technique. Mais la reprise littérale des notes de terrain de janvier 1989, plus qualitatives, permet cependant de corroborer l'affirmation d'une densité de fèces supérieure à celle observée par la suite (cf encadré). Nous n'avons pas pu, depuis l'hiver 88/89, observer à nouveau cette situation qui nous faisait percevoir l'espèce comme présente partout, et abondante.

Les résultats de comptage au phare, comme de comptage des fèces, concordent pour indiquer le déclin numérique du chat forestier sur le terrain d'étude, au moins dans les milieux ouverts et semi-ouverts, en coïncidence avec celui du campagnol des champs.

EXTRAITS DU CARNET DE TERRAIN

- 6 janvier 1989, suite à des parcours de comptage de fèces de renard: "le chat. Cet (animal) est présent quasi-partout. Particulièrement autour des terriers de l'Enclos (rayon 200 m), dans la plaine de la Chaux, et sur les lisières forestières. (II) marque partout de crottes sur taupinières, dans les coulées des lisières forestières, etc. Dans les jeunes sapinières de la cote 745, il y a même de véritables tranchées dues à son passage (autoroutes ?), plusieurs fois marquées de crottes. Le jour où on aura temps, ça serait amusant de comparer le régime du chat (forestier) à celui du renard sur le site: le matériel est abondant".
- 12 janvier 1989, suite à des parcours de comptage de fèces de renard: "le chat (forestier) est toujours aussi présent. Les lois de répartition des semblent être proches de celles du renard. Peut-être marque-t-il encore plus ses coulées, ce que je n'ai pas pu vérifier pour le renard. (En général, le nombre de fèces de chat forestier est environ double de celui des fèces de renard)",

4.4.2.2. DISCUSSION-CONCLUSION.

Encore plus que pour le renard, il est difficile de savoir si cette réponse numérique correspond uniquement à un reflux de l'espèce vers les milieux fermés, ou à un véritable déclin des effectifs à l'échelle du biotope. La diminution du nombre de fèces dans les milieux forestiers d'oct. 1989 à oct. 1990 en contraste avec les appréciations d'abondance portées sur l'espèce *dans tous les milieux* pendant l'hiver 88/89 (carnets de terrain), plaident en faveur de la deuxième hypothèse.

Dans notre étude, le déclin du chat forestier, suite à la diminution des populations de *M. arvalis*, est à mettre en parallèle avec le déclin mentionné chez le renard. Le Laboratoire d'Etudes sur la Rage et la Pathologie des Animaux Sauvages enregistré au 31 décembre 1990; 35521 cas de rage chez le renard et seulement 43 cas chez le chat forestier. Du fait du comportement solitaire de cette dernière espèce, et parce que, même enragée, elle extériorise des comportements plus discrets que le renard, il est probable que le nombre de cas observé est sous-estimé, relativement au renard. Mais la disproportion entre ces deux chiffres est telle qu'aucun doute n'est de mise : que ce soit l'écueil de mesure, l'arrivée de la rage du renard reste d'incidence très limitée dans les populations de chat forestier (Aubert, communication personnelle).

Dans la présente étude, cette observation corrobore l'idée qu'une réponse numérique des carnivores de taille moyenne aux changements d'abondance des rongeurs des milieux ouverts est un phénomène général dans le système étudié, même en l'absence de rage.

4.5. DISCUSSION -CONCLUSION

L'ensemble des résultats du chapitre 4, permet d'apporter un certain nombre d'éléments de réponses aux deux questions posées au paragraphe 2.3.4., rappelées ci-dessous :

(1) Existe-t-il des situations où la parasitose ne pourrait se maintenir faute d'hôtes intermédiaires en densité suffisante dans les milieux favorables ?

(2) Le mode de fréquentation du biotope par les camilXlr5 peut-il induire une rupture (ou un renforcement) du cycle, soit lors de la prédation, soit lors de la défécation ?

Nous avons pu noter que:

- les proies principales du renard (*M. arvalis*, *A. terrestris*) subissent de très importantes variations interannuelles de densité : l'abondance des proies peut passer d'une densité de plusieurs centaines d'animaux à l'hectare, à celle de quelques individus à l'hectare. Cette faible densité a été effective sur une durée excédant un an et demi (§ 4.2.3.1 et 4.2.3.2);
- ces périodes de faible densité sont également des périodes où la distribution des ressources en rongeurs devient très hétérogène, ce phénomène étant matérialisé par le nombre croissant de lignes de pièges sans capture (§ 4.2.3.2) ;
- la faible densité des proies principales (milieux ouverts et semi-ouverts) a été simultanée de celle des rongeurs des milieux fermés pendant plusieurs mois (§ 4.2.3.2) ;
- les densités des rongeurs forestiers sont plus stables que celles des milieux ouverts, mais sont généralement faibles. La biomasse moyenne des rongeurs des prairies varie de 4-8 kg/ha en forte densité à moins de 0,1 kg/ha en faible densité, alors qu'en forêt, elle est constamment inférieure à 1 kg/ha. De plus, du fait de la nature de la couverture végétale et des stratégies antiprédatrices développées par les rongeurs forestiers, les proies sont, en forêt, peu accessibles pour des carnivores de taille moyenne comme le renard (§ 4.2.3.2) ;
- la raréfaction des proies principales du renard conduit l'espèce (i) à diversifier son régime alimentaire en l'élargissant systématiquement aux rongeurs des milieux fermés, aux insectes et aux fruits, et (ii) très probablement, à diminuer ses effectifs locaux (§ 4.3.3).
- la diminution du nombre de renards conduit à une diminution de la densité des fèces dispersée dans le biotope, mais pas de celle des fèces déposées le long de lisières de labours ou des chemins (§ 4.3.2), stations où la plus forte prévalence est généralement observée chez les rongeurs (Delattre *et al.* 1988, 1990). Cette forte prévalence (observée en phase de forte densité de rongeurs) ne semble cependant pas devoir être imputée à la seule densité de fèces, même si cette dernière peut constituer un facteur de renforcement (§ 4.3.3).

Au biotope, il est malheureusement difficile d'aller plus loin dans la quantification des phénomènes, qui pourrait permettre de démontrer la réelle "rupture" du cycle. En effet les techniques limitent actuellement les investigations à plusieurs niveaux:

- l'étude parasitologique du renard oblige à son autopsie. Compte-tenu de la durée de l'infestation de l'espèce (3 à 8 mois) et de ses capacités de déplacements, l'interception d'animaux sur le terrain d'étude n'apporterait pas d'information pertinente sur le fonctionnement du flux parasitaire à l'échelle du biotope. La mise au point, en cours (Bretagne, CNU Créteil : comm. pers.), d'une sonde à ADN permettant un diagnostic sur fèces pourra cependant permettre de contourner ce problème.

- l'étude parasitologique des rongeurs est régulièrement pratiquée¹, Mais la mise en évidence de changements dans l'incidence de la parasitose est très problématique en phase de faible densité d'un cycle démographique de rongeur. Le cas de *M. arvalis*, rongeur le plus abondant et le plus consommé par le renard dans notre zone d'étude, est illustratif des difficultés inhérentes à l'atteinte de cet objectif. Nous travaillons dans un secteur de haute endémie humaine et vulpine. La maladie y sévit cependant à bas bruit chez les hôtes intermédiaires (de l'ordre de 0,1 % des rongeurs de la zone d'étude), et la mise en évidence de différences significatives d'infestation, nécessite la capture d'un nombre élevé d'animaux pendant les phases de faible densité, à un moment où le rendement de piégeage est très faible. Durant une phase de faible densité (printemps 1981-été 1983), 1 *M. arvalis* sur 347 captures fut trouvé infesté (0,29 %), contre 17 sur 5301 (0,32 %) en phase de forte densité (automne 1983-printemps 1987), différences non significatives (Delanre *et al.*, 1988). Les taux d'infestation pondérés selon l'importance de chaque milieu dans le biotope et donnés à titre indicatif par ces mêmes auteurs sont de 0,1 individus/ha en phase de croissance et de déclin, et de 0,5 ind./ha en phase de forte densité (plus de 100 individus/ha). Le tableau 29, sur la période août 1987 à octobre 1990, montre l'absence de capture de *M. arvalis* parasité pendant la phase de faible densité été 89-automne 1990. Mais les différences observées avec la période précédente ne sont pas statistiquement significatives, interdisant ainsi toute conclusion. La mise en évidence de différences d'incidences significatives (au risque 0,05) entre une phase de forte densité de *M. arvalis* (période été 87 - printemps 89, par exemple: 4 positifs/1774 captures), et une phase de faible densité, nécessiterait la capture de 2709 campagnols des champs (au lieu des 617 qui ont été réellement capturés au cours de cette phase en 89-90) soit un effort de piégeage 4,5 fois supérieur, difficile à réaliser sur la surface d'étude. Si au cours de cette dernière période, un seul campagnol avait été trouvé infesté, la taille de l'échantillon aurait dû être portée à plus de 4165 ! Cette difficulté se retrouve dans la comparaison des incidences entre forêt d'une part, et bocage et openfield d'autre part. L'infestation de *M. arvalis*, *P. subterraneus* et *C. glareolus* a été observée sur le terrain d'étude, à des taux comparables (Delanre *et al.* 1988, 1990). Le printemps et l'automne sont les seules saisons pendant lesquelles la forêt est échantillonnée. Aucun rongeur forestier n'a été trouvé infesté sur les 706 capturés d'octobre 1987 à octobre 1990, alors que 4 individus étaient trouvés parasités, sur 1790 captures effectuées pendant les mêmes saisons dans le bocage et l'openfield (0,2 %). Les différences ne sont pas statistiquement significatives au risque 0,05 : pour qu'elles le soient, il aurait fallu, sans obtenir d'animaux atteints par l'échinococcose, capturer au moins 2730 animaux en forêt, soit près de 4 fois plus!

Tableau 29 - Variations de prévalences de l'échinococcose alvéolaire chez *M. arvalis* pendant la période d'étude. Nc : effectifs d'animaux capturés. Toutes classes d'âge confondues. Np : effectifs d'animaux capturés dont le poids des cristallins dépasse 40 mg. Cette valeur est une estimation du poids minimum, corrélé à l'âge, à partir duquel peut être détecté un kyste hépatique d'échinocoque alvéolaire, déterminable macroscopiquement (Delanre *et al.* 1985).

	Fortes densités de <i>M. arvalis</i>		Déclin		Faibles densités des rongeurs	
	août 87 à oct. 88		avr 89		juil. 89 à oct 90	
	Ne	Np	Ne	Np	Ne	Np
Infectés	2	2	2	2	0	0
Non-infectés	1566	455	204	199	372	79
Total	1568	457	206	201	372	79
Incidence apparente	0,12 %	0,44 %	0,97 %	1 %	0%	0%

¹ Les résultats de ces études ont fait l'objet des publications préparatoires à la soutenance de thèse (liste de l'introduction)

4.4. OCCUPATION DE L'ESPACE PAR LES CHATS

Les populations de chat domestique (*Felis catus*) et de chat forestier (*Felis silvestris*) ont été étudiées à travers les comptages au phare depuis avril 1989, et pour le seul chat forestier à travers les comptages de fèces depuis octobre 1989 (c/s 4.3.1. : Matériel et méthodes). L'infestation de cette dernière espèce (*subspecies lybica*) n'a été prouvée qu'au Kazakhstan, près du lac Balkhash où les rats musqués, hôtes intermédiaires éventuels, sont nombreux (Bondareva 1966 in Rausch 1986). Il n'a jamais été établi que le chat forestier soit hôte définitif de l'échinococcose alvéolaire en Europe occidentale. Les résultats présentés ici permettent donc de préciser les variations d'exploitation du milieu Ci) par le chat domestique, susceptible de porter la maladie au voisinage immédiat de l'homme (Petavy *et al.*, 1988), et ii) par le chat forestier, dont l'analyse de la réponse aux variations d'abondance des proies conforte l'interprétation des tendances observées chez le renard.

4.4.1.... SUSCEPTIBLES D'ÊTRE INFESTÉS: LE CHAT DOMESTIQUE

La comparaison des résultats d'une période à très faible densité de *M. arvalis* (printemps/été 1990) à celle de moins faible densité (printemps/été 1989) montre, au risque 0,04, la plus grande dispersion des chats domestiques loin des villages quand les rongeurs sont plus abondants (tableau 26).

	densités moyennes de <i>M. arvalis</i> dans le bocage	
	25-50 ind./ha	5-25 ind./ha
village jusqu'à 100 m de la périphérie	31 % (n = 5)	62 % (n = 36)
plus de 100 m	69 % (n = 11)	38 % (n = 22)

Tableau 26 - Variations des fréquences d'observation des chats domestiques, selon la distance au village et la densité des rongeurs (comparaison de la période printemps/été 1989 à la période printemps/été 1990).

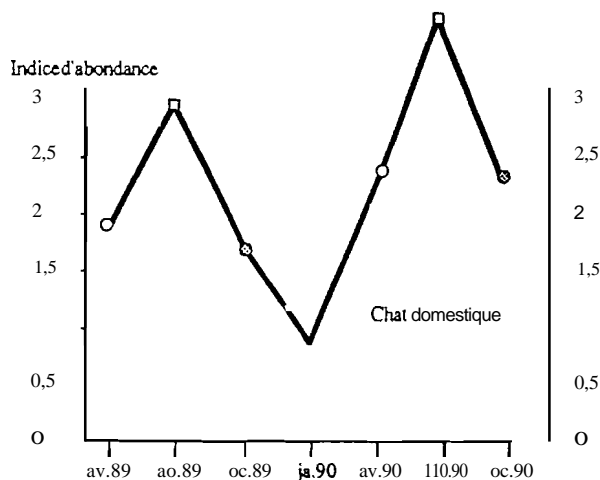


Figure 28 - Variations selon le temps, de l'indice kilométrique d'observation des chats domestiques (parcours de comptage au phare) les saisons homologues sont représentées par un symbole identique

L'indice kilométrique d'abondance du chat domestique (*Felis catus*) subit de fortes variations saisonnières et interannuelles. C'est en hiver que l'indice est le plus faible (figure 28). Ne disposant pas d'un document cartographique d'échelle adaptée, il ne nous a pas été possible d'étudier la répartition spatiale de l'espèce au printemps 1989. Les données récoltées à partir de l'été 1989 montrent que la baisse hivernale de l'indice d'abondance peut s'interpréter comme un renux des chats à l'intérieur des habitations (tableau 27). Cette observation est en concordance avec celle obtenue à l'échelle des 17 départements français de l'est et du nord de la France pratiquant le tir de nuit dans le cadre de la prophylaxie de la rage (Aubert *et al.* 1988).

Ces résultats permettent d'estimer les variations saisonnières du risque d'infestation du chat domestique:

- en hiver les possibilités d'infestation sont limitées aux environs très immédiats des villages. *Le risque est donc faible* (densités de rongeurs perpétuellement basses) *mais pas nul* comme en témoigne la découverte d'un campagnol souterrain parasité à une centaine de mètres des premières habitations (Delanre *et al.*, 1990).

- le risque est le plus fort au début du printemps (mars-avril), période de l'année

- les possibilités sont faibles d'établir un modèle stochastique d'infestation des renards intégrant (i) les incidences parasitaires mesurées chez les rongeurs et (ii) les résultats d'étude du régime alimentaire à l'échelle du biotope. Fondés sur l'analyse des fèces, l'estimation des régimes est en effet très largement biaisée. Outre la difficulté d'intégrer l'existence éventuelle de phénomènes de favoritisme (Combes, 1980) liés à l'invasion de (l'hôte intermédiaire (Delattre *et al.*, 1991)), la part des fèces non récoltées par l'expérimentateur car constituées en très grande part de fruits, d'insectes ou de mollusques (limaces), très dégradables (ou non identifiées), n'a jamais été évaluée. Grisot (1990) a examiné les contenus intestinaux des renards du Doubs qu'il autopsiait pour le diagnostic de l'échinococcose alvéolaire. Il note : "si en automne et en hiver (d'octobre à mars), l'essentiel de la nourriture est constituée par les petits mammifères, au printemps et en été, la quasi-totalité des individus analysés s'étaient repus d'insectes divers, de céréales et de très nombreux fruits et baies sauvages à l'époque de leur fructification (merises, fraises, framboises, ...)". L'importance saisonnière de ce type de nourriture n'apparaît pas dans la présente étude (manque de données de fin de printemps et estivales). Elle est, pour les raisons évoquées plus haut, potentiellement sous-estimée en terme de biomasse in Artois *et al.* (1989). Dans la réalité, les consommations de fruits, insectes, etc., sont sûrement plus importantes que ne le laisse supposer leur faible occurrence dans le régime alimentaire déduit de l'étude des fèces. L'utilisation de ce type de résultat prend donc son plein sens dans une démarche comparative, mais est nettement plus discutable si l'on vise une quantification absolue de la biomasse ingérée par un renard.

Ces trois considérations limitent donc les possibilités actuelles d'approche analytique du cycle parasite au seul niveau du biotope. Gemmel *et al.* (1987), en s'inspirant de leur expérience dans l'éradication de l'hydatidose (cycle domestique et incidence élevée chez l'hôte intermédiaire -mouton- en zone d'endémie: de 60 à 90 %), suggèrent que trois questions indépendantes doivent être résolues, pour entreprendre une procédure de contrôle de l'échinococcose alvéolaire: (1) *is the biotic potential of E. multilocularis high enough to stimulate acquired immunity in the intermediate host ?* (2) *how do fluctuations in host abundance and seasonal changes in transmission affect ROI?* (3) *is the parasite accessible to attack ?* L'impossibilité à répondre aux deux premières est patente pour les raisons suivantes :

- contrairement à *E. granulosus*, il est impossible en nature de détenir le nombre d'infections successives par *E. multilocularis* chez les hôtes intermédiaires (le comptage des kystes n'a pas de sens chez ce cestode développant de nombreuses vésicules mles). Comme le prévoyait Gemmel *et al.* (1987), il est donc impossible de déterminer la relation entre l'âge de l'hôte et son intensité d'infection, et donc l'état d'endémicité ou d'hyperendémicité de la parasitose dans le biotope, la station, ou le microbiotope, par ce moyen. Les très faibles prévalences observées, l'hétérogénéité de leur distribution, qui laissent d'emblée suspecter de faibles valeurs de R_0 enlèvent beaucoup d'intérêt à ce type de recherche à l'échelle du biotope. La perspective de mise au point d'un diagnostic sérologique spécifique, encore hypothétique, pourrait cependant permettre la mesure de la pression d'infestation subie par les rongeurs, à l'échelle du micro-biotope où la focalisation du cycle est observée.

- au niveau d'un biotope, la faible incidence de l'échinococcose alvéolaire chez les hôtes intermédiaires interdit l'étude quantitative de ses variations pendant les phases de faible densité (problème inexistant pour l'hydatidose domestique: aucune analogie possible). Cette phase de faible densité, éventuellement critique pour le parasite, échappe à l'analyse, à moins de cumuler des données obtenues lors des phases homologues de plusieurs cycles démographiques, en fait sur au moins 30 ans ! La possibilité

R_0 (= basic reproductive rate) défini le taux intrinsèque d'accroissement de la population parasitaire (rapport des recrutements sur les disparitions). Pour les valeurs supérieures ou égales à 1 (parasitose stable dans le temps), il peut être estimé par la formule ci-dessous (1987). Cette estimation reflète la part jouée par l'immunité acquise dans la

$$R_0 = 1 + \frac{\text{durée moyenne d'immunité acquise}}{\text{durée moyenne d'acquisition de l'immunité}}$$

régulation de la croissance de la population. Si la pression d'infestation est basse (R_0 proche de 1), le nombre de parasites par hôte augmente linéairement avec l'âge. La maladie, qualifiée d'endémique, peut se prêter à un contrôle efficace conduisant à son extinction totale (R_0 inférieur à 1). Si la pression d'infestation est plus

haute (R_0 très supérieur à 1), l'augmentation du nombre de parasites par hôte est généralement hyperbolique, et dans certains cas, les animaux âgés ont même moins de kystes que les jeunes. La maladie est hyperendémique, et son contrôle ne conduit que très difficilement à son déclin total. Les mesures prises n'aboutissent qu'à une diminution de R_0 . Dans certains cas, celles-ci peuvent être cependant suffisantes pour rendre très improbable la contamination humaine, même si elles ne parviennent pas à l'extinction de la population parasitaire dans ses autres hôtes.

d'élargissement de "échantillonnage à une échelle sectorielle, qui pennettrait un gain d'effectif, mais conduirait à un changement de niveau de perception, sera discutée plus loin: elle est indissociable de la mise au point de techniques d'échantillonnage des rongeurs à l'échelle sectorielle, pennettant de connaître rapidement l'étendue géographique des différentes phases de leurs cycles démographiques.

Les faibles perspectives offertes par l'approfondissement analytique de nos connaissances sur le développement du cycle parasite au niveau du biotope sont contrebalancées par l'intérêt de celles qui s'accumulent sur la description de la dynamique interannuelle et saisonnière des populations d'hôtes. Ces connaissances permettent, au niveau du biotope, d'apporter une réponse partielle à la troisième question de Gerrunel *et al.* En effet, nous avons pu observer (Delattre *et al.* 1988, 1990) que (i) la prévalence de l'échinococcose alvéolaire chez les hôtes intermédiaires semble principalement focalisée dans les lisières de labours ou toute autre station où un retournement du sol est régulier (bordures de routes piétinées par le bétail, etc.), et que (ii) l'infestation des rongeurs est saisonnière et limitée à une période s'étendant (en première approche) d'octobre à avril. Il a également été montré pour 3 autres espèces de cestodes (*T. taeniaeformis*, *Cladotaenia* sp. et *T. tenuicollis*) à cycles comparables à celui d'*E. multilocularis*, et présents sur le terrain d'étude, que la faiblesse de l'incidence parasite chez les rongeurs est la règle et que la prévalence de la maladie varie selon des gradients de fermeture du milieu (Le Pesteur 1990, Le Pesteur *et al.* 1991). La saisonnalité des infestations est également la règle pour les deux premières espèces. La valeur des incidences est faible, comprise généralement entre 0 et 5 %, et ne dépasse qu'exceptionnellement 10 %, même dans les stations où se focalise particulièrement chaque cycle. Ce constat, ainsi que celui du caractère saisonnier des infestations, suggère que la capacité biotique des parasites est faible, commune pour l'échinococcose alvéolaire. Cette généralité qui prévaut dans l'écologie de l'ensemble des espèces de cestodes à hôtes sauvages du biotope (ce qui les oppose encela à l'hydaticose domestique dans ses régions de forte endémie) renforce l'idée que la conjoncture nécessaire à la transmission du parasite (évoquée dans le § 2.3.3. sur la dynamique du cycle), reste difficile à réaliser au niveau d'un biotope :

- (1) - dépôt de fèces par un carnivore infesté (le renard pour l'EA) ;
- (2) - existence de conditions micro-climatologiques (déduite du caractère saisonnier des infestations) et édaphiques (déduite de l'importance des sols travaillés) favorables à la conservation des œufs;
- (3) - consorration accidentelle des œufs par un rongeur;
- (4) - consommation d'un rongeur parasité par un carnivore réceptif (le renard, pour l'EA)

Si la première condition, ne semble pas critique dans les stations favorables à l'échinococcose alvéolaire des rongeurs (lisières de labours entre autre...), même en période de faible densité de *M. arvalis* (cf résultats *supra*), la deuxième en revanche fragilise le cycle soit temporairement (conditions microclimatologiques estivales) soit de façon continue (conditions édaphiques). Une démonstration expérimentale de cette influence est apportée par la mise en herbage permanent des labours, toujours suivie dès le printemps suivant d'une absence de capture de rongeurs parasités par l'échinococcose alvéolaire, même sur des sites où le cycle fonctionnait depuis plusieurs années.

La troisième et la quatrième conditions sont également susceptibles de fragiliser le cycle pendant les périodes de faible densité des rongeurs champêtres. Cette hypothèse ne peut-être cependant ni démontrée, ni exclue, à l'échelle du biotope et aux échelles inférieures, (i) parce que les effectifs de rongeurs étudiés dans ces périodes sont insuffisants pour prouver une baisse de prévalence qui n'est que suspectée, et (ii) parce qu'il nous est impossible de déterminer si la diversification du régime alimentaire du renard est suffisante pour rendre très improbable la consorration d'un rongeur parasité (cf *supra*). La valeur de cette hypothèse sera donc discutée plus loin, à la lumière des informations apportées conjointement par les résultats obtenus à tous les niveaux de perception et aux différentes échelles d'étude.

Les facteurs liés à l'écologie des hôtes et susceptibles de renforcer le cycle parasite tiennent au comportement des renards (i) qui chassent essentiellement dans les biotopes où les densités de rongeurs sont les plus fortes (openfield et bocage), (ii) qui marquent par une haute densité de fèces les lisières de labours et les bords de chemin. Nous avons observé que le cycle se focalisait nettement dans les lisières de labours ou d'autres stations subissant un retournement du sol (Delattre *et al.* 1988, 1990), et non systématiquement au bord des routes où des densités de fèces équivalentes sont observées. L'influence des facteurs édaphiques semble donc prépondérante dans la focalisation du cycle, par rapport au comportement de marquage, par le renard.

Il n'en est pas moins sûr que l'importante focalisation spatiale du cycle parasitaire dans certaines stations des biotopes ouverts ne constituant qu'une très faible part de la surface étudiée, offre une possibilité réelle d'attaque du cycle parasitaire (Delattre *et al.*, 1990, et § 5.2.3). L'importance de ces stations des milieux ouverts avait été démontrée en l'absence d'étude des biotopes forestiers. La présente étude ne dément donc pas l'importance des biotopes ouverts (bocage et openfield) en regard des milieux forestiers, très peu exploités par le renard en phase de forte densité des rongeurs des milieux ouverts (cf § 4.3.3)

5. DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

5.1. DES SAISONNIÈRES DE PRÉVALENCE CHEZ LE RENARD ET LES RONGEURS

Grisot (1990) souligne la saisonnalité de l'infestation des renards dans le Doubs: les prévalences minimales sont observées au printemps (à partir des mois d'avril et mai), puis croissent progressivement jusqu'à un maximum situé en hiver. L'existence de variations interannuelles de prévalence chez le renard, les différences saisonnières d'intensité des prélèvements lors des tirs de nuits, limitent cependant la pertinence de certains regroupements, et par là même, le pouvoir de résolution temporelle de la méthode. Il est donc impossible de connaître plus précisément les limites, si elles existent, des phases de faible et de forte prévalence.

Les résultats obtenus sur notre terrain d'étude au niveau du biotope (Delattre *et al.* 1988, 1990, Le Pesteur 1990, Le Pesteur *et al.* 1991) montrent que les rongeurs ne s'infestent pas en été. Suite à la période automnale et hivernale d'infestation, les prévalences maximales sont observées lors de la campagne d'échantillonnage d'avril

4.2.1) : le début du printemps et probablement l'hiver sont les saisons où les rongeurs sont les plus atteints. Pendant l'été, les populations de rongeurs sont constituées pour leur presque totalité d'animaux nés aux printemps, indemnes d'échinococcose. Quelle que soit la saison, l'infestation d'un renard dépend donc de la consommation d'un rongeur infesté pendant l'hiver. Du printemps au début de l'automne, au fur et à mesure de l'évolution de la structure en âge des populations de rongeurs, cette probabilité est de plus en plus faible.

La question se pose donc du déterminisme des variations saisonnières de prévalence chez les hôtes du *Ténia*. En Alaska, renards et rongeurs sont séparés en hiver par la neige, ce qui entraîne une perte graduelle des cestodes par le renard, non réinfesté pendant cette période. Les prévalences minimales sont alors observées en hiver, et les maximales en automne, suite à la période estivale pendant laquelle les rongeurs peuvent être consommés (Rausch, 1986). En Franche-Comté, les variations saisonnières de prévalence chez le renard ne peuvent être interprétées de la même manière, car le régime alimentaire de l'espèce comporte des rongeurs toute l'année (cf § 4.3.2.3.2.). Plusieurs hypothèses explicatives du fléchissement printanier de la prévalence peuvent être avancées:

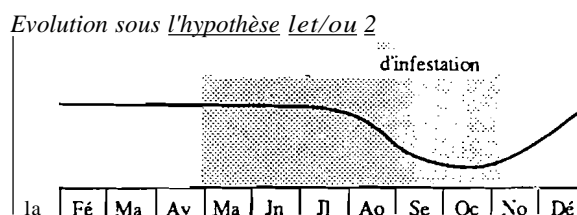
- (1) un déparasitage des individus dû à la baisse de la pression d'infestation, suite à une moindre consommation des rongeurs. Cette moindre consommation est observée au printemps et en été, au profit des fruits, selon Grisot (1990) d'après l'examen de contenus intestinaux.
- (2) un déparasitage des individus dû à la baisse de la pression d'infestation, suite à la diminution du nombre et du taux de rongeurs infestés dans la population (*cf supra*).
- (3) le recrutement dans la population de renards des jeunes pas ou peu parasités, à partir du mois de mai (Grisot 1990).

Compte-tenu de la durée de portage du *ténia* par le renard (3 mois et demi à 9 mois selon Euzéby 1971, et Bosch *in* Chermeue 1983), les effets d'un déparasitage causé par les phénomènes évoqués dans les hypothèses (1) et (2) devraient s'observer par une baisse de prévalence à partir de la fin de l'été, seulement, et jusqu'au début de l'hiver (figure 31a). Cette diminution est printanière en Franche-Comté, ce qui conduit à rejeter ces deux hypothèses. De plus, Grisot (1990) n'observe pas, chez les adultes, de différences statistiquement significatives entre les prévalences du premier trimestre et celles du second. C'est donc très probablement le recrutement des jeunes renards non-infestés qui explique la baisse printanière de prévalence chez cette espèce (figure 31b).

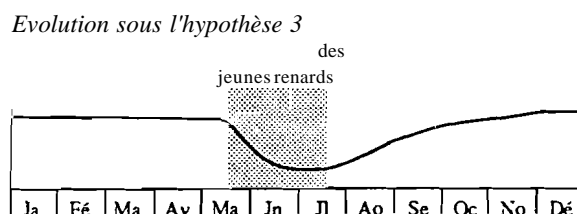
L'absence d'infestation des rongeurs en été (*cf supra*), corrobore l'hypothèse d'une grande sensibilité des œufs du *Ténia* à des conditions climatiques printanières et estivales (Delanre *et al.* 1988, 1990). La permanence temporelle de la population d'*Echinococcus multilocularis* d'un hiver à l'autre, est donc principalement assurée par la permanence du portage vulpin.

Figure 37 - Variations de la prévalence d'*Echinococcus multilocularis* chez le renard selon trois hypothèses (cf. texte).
 31a. une baisse de pression d'infestation estivale entraîne une diminution de prévalence automnale.
 Celle-ci n'est pas observée dans la réalité 31b.- le recrutement des jeunes renards dans la population entraîne une baisse de prévalence au 2^e trimestre. Cette dernière est réellement observée dans le Doubs (Grisat, 1990).

31a



31b



Nous avons observé chez *M. anatis*, que la survie des animaux parasités semblait plus de 6 fois supérieure à celle des animaux sains, sans comprendre, à l'époque, la signification écologique de ce phénomène paradoxal (Delattre *et al.* 1988). A la lumière des considérations ci-dessus, ce résultat pourrait être interprété comme l'adaptation d'un parasite ayant évolué dans des régions où sa survie estivale est très aléatoire. L'augmentation de survie des rongeurs parasités accroîtrait ainsi les chances d'*Echinococcus multilocularis* d'infester un jeune renard en été. Cette éventualité améliorerait à la fois les chances de dispersion du parasite, et celles de sa survie estivale.

5.2. SYNTHÈSE DES RÉSULTATS OBTENUS AUX DIFFÉRENTS NIVEAUX DE PERCEPTION

Le tableau 30 rappelle l'essentiel des résultats obtenus à ce jour sur la distribution des hôtes du ténia multiloculaire en Franche-Comté. Il précise également les niveaux de perception et les hôtes pour lesquels nous ne possédons pas de renseignements adaptés à la compréhension de l'épidémiologie de la maladie. Nous allons tenter, sur cette base, de réfléchir à ce que pourraient être les contours d'un modèle de fonctionnement du cycle vulpin de l'échinococque alvéolaire au niveau régional.

Auparavant, pour des raisons didactiques, nous mènerons séparément deux types de synthèse : (1) synthèse dans le temps, qui se réfère à ce que pourrait observer un expérimentateur durant *plusieurs années dans un secteur donné* ; (2) synthèse dans l'espace, qui se réfère à ce que pourrait observer *instantanément un expérimentateur à un niveau de perception plus élevé (région)*.

5.2.1. SYNTHÈSE DANS LE TEMPS

Dans les conditions mésoclimatologiques d'un secteur d'une zone de haute endémie (canton de Levier, par exemple) la figure 32 résume les variations observées et attendues des descripteurs relatifs à l'abondance, au mode d'utilisation de l'espace et à l'infestation des différents hôtes. La figure 32a matérialise le lien existant entre la densité des populations de rongeurs des milieux ouverts et celle des populations de renard (et d'autres carnivores porteurs du ténia ?). Ce lien est l'expression d'une réponse numérique de la population de renards. Il est expliqué, en partie au moins, par la réponse fonctionnelle observée dans la présente étude: la diminution d'abondance des campagnols des champs se traduit par un élargissement du spectre alimentaire du renard, résultat d'une prospection alimentaire élargie, entre autres, aux milieux fermés. Dans les périodes d'abondance du campagnol des champs, le renard, plus abondant, exploite quasi-exclusivement les prairies, où vit sa proie de prédilection (figure 32b). On peut donc supposer que cette stratégie est de nature à renforcer le flux parasitaire dans la relation prédateur/proie, en augmentant la probabilité de fermeture du cycle. Inversement, les périodes de faible abondance du campagnol des champs, souvent synchrones dans notre système de celles des autres petits arvicolidés (*Microtus*, *Pitymys*, *Clethrionomys*) (Le Pesteur 1990, Le Pesteur *et al.* 1991) seraient beaucoup moins favorables à la réalisation du cycle parasitaire du fait de l'élargissement du spectre alimentaire du renard, et de la surdispersion dans le paysage des rongeurs vecteurs (figures 32b et 32c).

Cette hypothèse resterait cependant gratuite si elle ne pouvait déboucher sur des prédictions réfutables. La difficulté principale, soulignée dans l'introduction du mémoire, tient à ce que l'échinococque sévit à très bas bruit dans les populations de rongeurs, rendant impossible l'étude des variations interannuelles de prévalence à l'échelle du biotope, sauf à accepter de la mener sur près d'un demi siècle (cf § 4.5.). Une manière de

		DISTRIBUTION DES HOTES SAUV AGES		DISTRIBUTION DU TENIA		
				SPATIALE	TEMPORELLE	
					Saisonnière	Inter-annuelle
Niveau régional	Rongeurs	Distribution des abondances de <i>M. arvalis</i> et <i>A. terrestris</i> en taches de quelques 100 km ² , d'autant plus probables dans l'espace et le temps (échelle interannuelle) que le rapport STH/SAU de la zone étudiée est élevé (voir texte).		?	?	?
	Renard	?		agrégation locale des infestations (Grisot 1990)	prévalences minimales de mai à l'été (Grisot 1990)	variations des prévalences (Grisot 1990, <i>inter aliae</i> ; cf § 2.2.1.)
Niveau du biotope	Rongeurs	PERIODE DE FORTE ABONDANCE faibles densités limitées à l'openfield et au bocage, à l'exclusion de la forêt	PERIODE DE FAIBLE ABONDANCE densités équivalentes des milieux ouverts et des milieux fermés	focalisation dans des microbiotopes : lisières de zones piétinées, etc. (Delattre <i>et al.</i> , 1990)	infestations d'octobre à avril; prévalences minimales de mai à l'automne (Delattre <i>et al.</i> 1988)	?
	Renard	exploitation quasi-exclusive des rongeurs de l'openfield et du bocage réponse numérique au déclin des rongeurs	élargissement du spectre alimentaire et du nombre de milieux prospectés	●	?	?

Tableau 30 - Synthèse des résultats obtenus sur la distribution des hôtes du ténia multiloculaire en Franche-Comté.

contourner ce problème serait de changer niveau de perception, et de passer de l'échelle d'étude du biotope à celle du secteur. Au niveau du biotope, la prévalence observée dans chaque micro-foyer (lisière de labour, etc.) est toujours relativement faible. La valeur maximale observée dans un micro-foyer est égale à 10 % et les valeurs au niveau de l'ensemble des micro-foyers potentiels d'un biotope sont toujours très inférieures, voisines de 1 à 3 % (Delattre *et al.*, 1988). A l'échelle du secteur, l'intensité du flux parasitaire pourrait donc être mesurée plutôt par le nombre de micro-foyers en fonctionnement, dont on peut pressentir l'instabilité. La figure 32d montre quelle serait l'évolution du nombre de micro-foyers. Il serait lié à la prévalence observée chez le renard (figure 32e) à "échelle sectorielle, prévalence que nous savons variable selon les années (cf tableau 30 et § 2.2.1.).

La figure 32f rappelle qu'à l'intérieur de ces variations interannuelles, des variations saisonnières de prévalence doivent être prises en compte, à la fois dans la population de rongeurs et dans celle du renard. L'amplitude de ces variations dépend essentiellement de l'évolution saisonnière de la structure d'âge des populations (Delattre *et al.* 1988, et § 5.1). Elles sont également sous-tendues par les conditions climatiques de fin de printemps et d'été, qui semblent limiter l'infestation des rongeurs.

5.2.2 SYNTHÈSE DANS L'ESPACE

L'assemblage théorique du paragraphe précédent, si on en accepte le principe, conduit à penser que le flux parasitaire sera d'autant plus intense que le système étudié appartiendra (1) à un secteur climatiquement favorable et (2) à un type de fonctionnement écologique favorisant les fortes densités de rongeurs sur plusieurs années.

Or il est tout à fait frappant de constater que les descripteurs d'occupation de l'espace pertinents pour classer les cantons du Doubs où le risque de contamination humaine est élevé (Surface toujours en herbe, forêt, labours: cf § 3.2), sont également pertinents pour classer les secteurs où les risques de pullulation de rongeurs sont les plus importants (Delattre *et al.* 1986, 1988; Truchetet 1990 ; Delattre, Giraudoux, Baudry *et al.*, 1991 : proposé pour publication). Nous avons souligné (§ 3.2.3.) que "l'occurrence d'un nombre de cas humains géographiquement groupés (...) est vraisemblablement très significative de la convergence de conditions très favorables à l'infestation de l'homme réunies en un lieu". Le modèle proposé dans la "synthèse dans le temps" (§ 5.2.1.) pourrait expliquer cette observation: l'infestation humaine, difficile par nature dans le système étudié (Uitton *et al.* 1990 et § 3.2.3.), pourrait se réaliser parce que plusieurs années de pullulation de rongeurs entretiennent un mode particulier d'exploitation de l'espace rural par les renards, et une augmentation significative de l'intensité du flux parasitaire.

L'étude de la distribution spatiale des phases d'abondance des cycles démographiques de *M. arvalis* a été réalisée en Bourgogne dans un paysage d'élevage comparable par sa structure générale à celui des premiers plateaux du massif jurassien (Truchetet, 1990). La pullulation se réalise par taches de une à quelques centaines de km², avec des effets de dispersion latérale. Ce type d'étude sur *M. arvalis* n'a pas encore été réalisé en Franche-Comté. Mais nous disposons de données réunies par les Services régionaux de protection des végétaux sur *Arvicola terrestris* (Thévenin, 1987), espèce dont les caractères démographiques généraux sont relativement comparables à ceux de *M. arvalis*. Ces données permettent de pressentir quelle est la dynamique de propagation des foyers de pullulation. Elles montrent l'existence simultanée de plusieurs foyers de différentes surfaces (figure 33a), qui, par extension latérale puis déclin de la zone naissante (figure 33b) favorise l'asynchronie démographique de l'espèce d'un secteur à l'autre.

Ces zones à haute densité de campagnols, pourraient donc focaliser temporairement les peuplements de carnivores (dont le renard), et accroître dans certains secteurs l'intensité du flux parasitaire. Du fait de leur asynchronie démographique, et dans l'hypothèse probable où les périodes de faible densité des peuplements de rongeurs des milieux ouverts seraient des périodes de rupture locale du cycle parasitaire, le maintien de la parasitose dans la zone de haute endémie franc-comtoise (Doubs et Jura d'altitude) serait dû à son portage d'un secteur à l'autre par les renards infestés (ou d'autres carnivores atteints), à l'occasion par exemple de la dispersion des jeunes, ou de l'erratisme plus élevé des adultes lors des phases de déclin des rongeurs ou/et des épisodes rabiques (cf Artois *et al.* 1990, pour cette dernière circonstance).

5.2.1 LA NOTION DE "ZONE FONCTIONNELLE"

La zone franc-comtoise de haute endémie pourrait donc être comparée à une mosaïque d'unités paysagères, dont le pixel minimal est de l'ordre de la surface d'une commune, plus probablement de celui d'un canton. La structure interne des unités, et leur agencement réciproque, induiraient certains types de fonctionnement des populations de rongeurs et de carnivores. Une typologie des agrosystèmes, fondée sur la description de 5

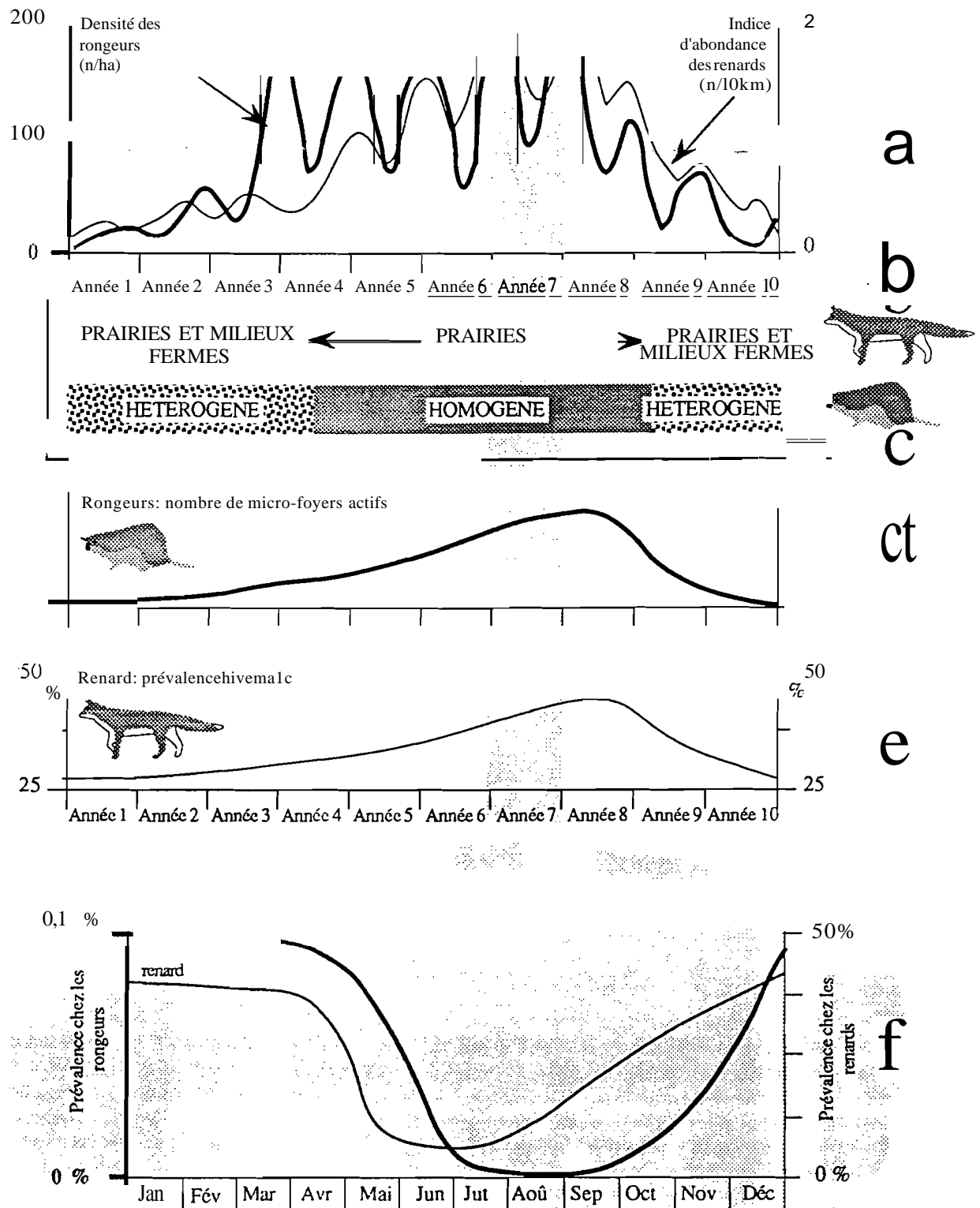
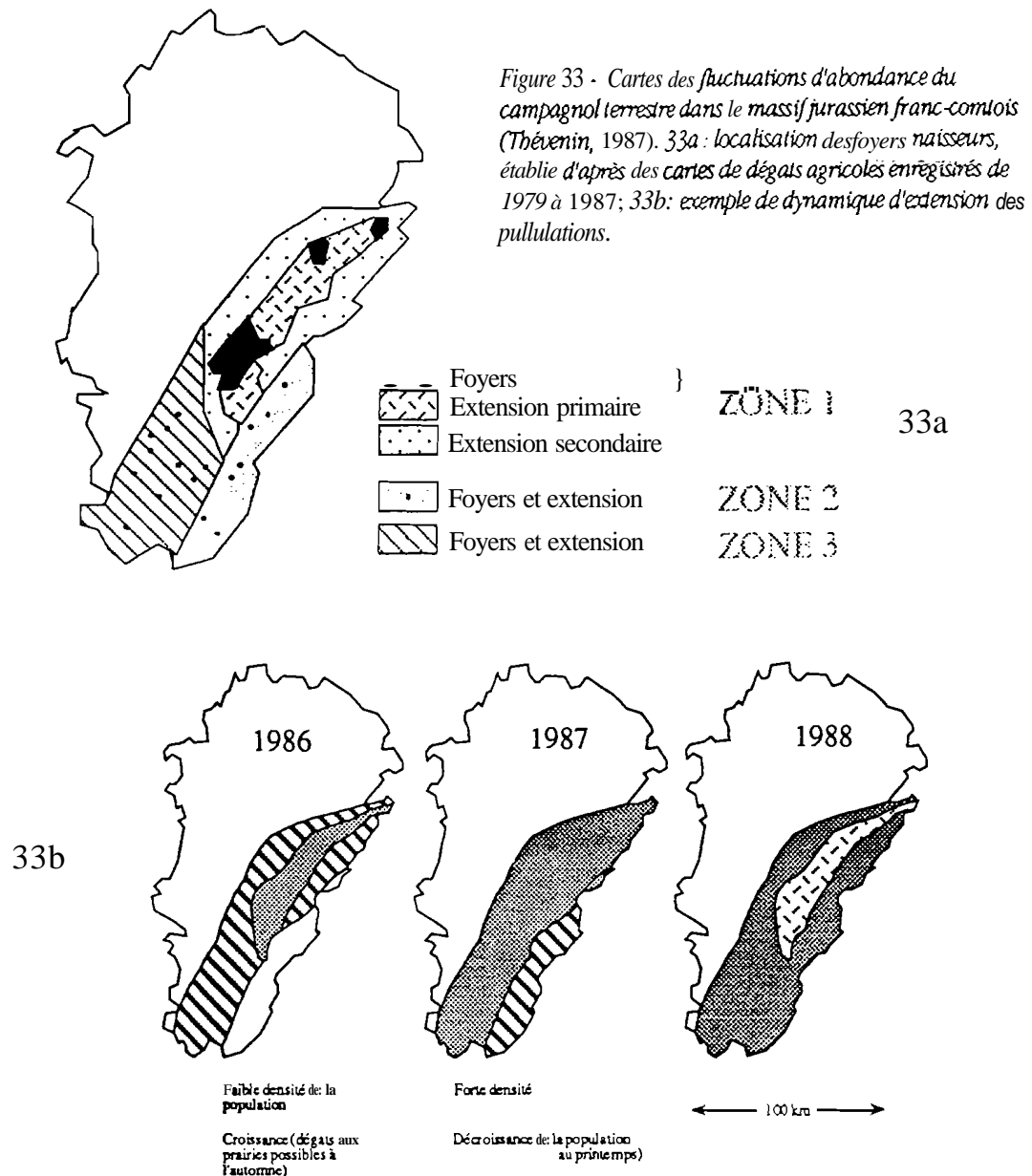


Figure 32 - Synthèse des variations observées et attendues des principaux descripteurs de population, dans le cadre du modèle de fonctionnement proposé. 32a : variations d'abondance des renards et des rongeurs des milieux ouverts ; 32b : milieux exploités par le renard pour sa nourriture ; 32c : caractères de la distribution des rongeurs des milieux ouverts ; 32d : variations interannuelles du nombre de microfoyers actifs (lisière de labours, etc.) à l'échelle du secteur ; 32e : variations interannuelles de la prévalence de l'échinococcose alvéolaire chez le renard ; 32f : variations saisonnières de prévalence de l'échinococcose alvéolaire chez le renard et chez les rongeurs.



archétypes de fonctionnement est proposée à propos des fluctuations d'abondance de *M. arvalis* (figure 34 page suivante, d'après Delattre, Giraudoux, Baudry *et al.* : en préparation). Le passage d'un archétype à l'autre est corrélé à l'importance croissante de la STH (en % de la SAL) dans le système étudié et à une amplitude de plus en plus forte des fluctuations d'abondance. Le type IV, qui concerne la plupart des secteurs franc-comtois, présente de plus des périodes d'extinctions locales de l'espèce (= périodes au cours de laquelle un effort accru de piégeage devient nécessaire pour capturer un campagnol).

La permanence de l'édynococcose en zone de haute endémie pourrait donc être le résultat conjoint de circonstances climatiques favorables, et de l'existence d'un nombre suffisant d'unités paysagères permettant un fonctionnement avec apparition de densités élevées de rongeurs des milieux ouverts pendant une durée assez longue (*cf infra* § 5.2.5.). La distance entre les unités à forte intensité de flux parasitaire, l'asynchronie des phases des cycles démographiques des rongeurs d'une unité à l'autre, permettraient le passage du parasite, par les déplacements des carnivores infestés, d'une unité en passe de n'être plus fonctionnelle (déclin des rongeurs) à une autre en passe de l'être (croissance démographique). *La fonctionnalité du système se situe bien au niveau d'un ensemble d'unités en interaction, et non à celui d'une seule de ces unités. La mosaïque serait ainsi fonctionnelle du point de vue des chances de survie du parasite.*

La probabilité de maintien de la parasitose devient donc de plus en plus faible, dès lors que les conditions

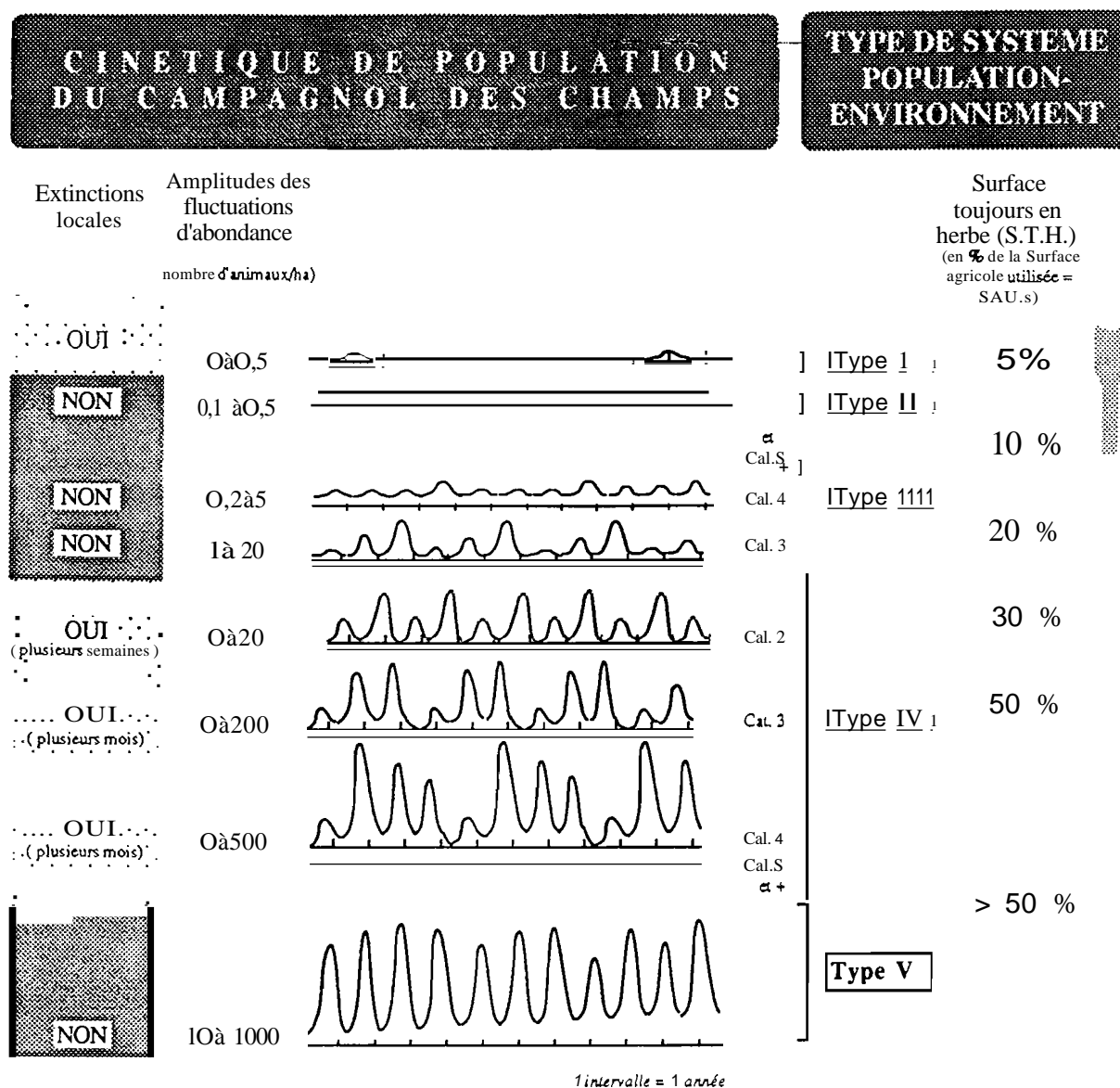


Figure 34 - 5 archétypes de fonctionnement des populations de campagnol des champs ont été déterminés à partir de résultats de l'observation pluriannuelle de 8 sites français (Franche-Comté, Lorraine, Brie, 2 en Ile de France, Touraine, Vendée, Poitou-Charentes). Celle typologie met l'accent sur les caractères généraux des fluctuations pluriannuelles d'abondance des rongeurs et la fréquence moyenne des événements remarquables qui s'y rapportent. Les considérations sur la cyclicité ou quasi-cyclicité des fluctuations ne sont guère pertinentes ici, car ce type de propriété est difficile (impossible ?) à établir dans des régions où les caractéristiques de l'espace agricole changent très vite en regard de l'échelle de temps à laquelle pourraient s'exprimer des cycles au sens de Krebs et Myers (1974), ou, par exemple, Hansson et Henttonen (1985) et Lindén (1988). Sont pris en compte, essentiellement, l'amplitude des fluctuations d'abondance des rongeurs, la durée et la fréquence moyenne d'apparition d'extinctions locales (= périodes au cours de laquelle un effort accru de piégeage devient nécessaire pour capturer un campagnol!), le rapport entre la Surface toujours en herbe (STH) et la Surface agricole utilisée (SAUs). Le passage d'un type à l'autre est corrélé à l'importance croissante de la STH et à l'amplitude de plus en plus forte des fluctuations d'abondance. Le type IV, qui concerne la plupart des secteurs franc-comtois, présente des périodes d'extinction locale de l'espèce. Les catégories, dans chaque type, correspondent à la durée moyenne séparant deux événements "repères" (deux fortes abondances dans le type III, deux extinctions dans le type IV). Des analyses plus fines, non présentées ici, montrent ensuite l'influence des surfaces forestières, des arrangements spatiaux réalisés par les éléments paysagers de l'espace agricole, et enfin de la compacité des sols (d'après Delattre, Giraudoux, Baudry et al., 1991 : proposé pour publication).

climatologiques globales deviennent plus défavorables, et/ou que devient important dans la mosaïque, le nombre d'unités de type I, II, III ou de premières catégories du type IV (faible amplitude des variations d'abondance). La forte diminution de la STH dans les cantons de plaine, due à des spéculations agricoles tournées vers la culture plutôt que l'élevage, rendrait très improbable le maintien de la parasitose (figure 35). La distribution aléatoire des cas humains en Haute-Saône et dans les plaines du Jura, *versus* la surdispersion des cas dans le Doubs (Meyer, 1988, Vuitton *et al.* 1990), ainsi que les faibles prévalences observées chez le renard dans les plaines du Jura (cf § 3.1) pourraient s'expliquer par ces deux raisons. Pessan et earbenier (1989), par la seule analyse de la distribution des cas vulpins au niveau du paysage en Alsace avaient pressenti de façon remarquable le lien qui existe entre l'occupation herbagère de l'espace, le mode de fonctionnement du couple rongeurs/renard, et le maintien de l'échinococcose alvéolaire : "l'infestation du renard par le cestode est circonscrite à trois régions collinéennes marquées par l'importance qu'y a conservée l'économie herbagère", et en insistant sur l'importance des densités de rongeurs et de renards, ces auteurs étendaient l'analyse à l'ensemble Franche-Comté, Bas-jura, Est du Bassin Parisien, Lorraine, Jura Souabe, Bavière, Tyrol, Thurgovie, Auvergne" !

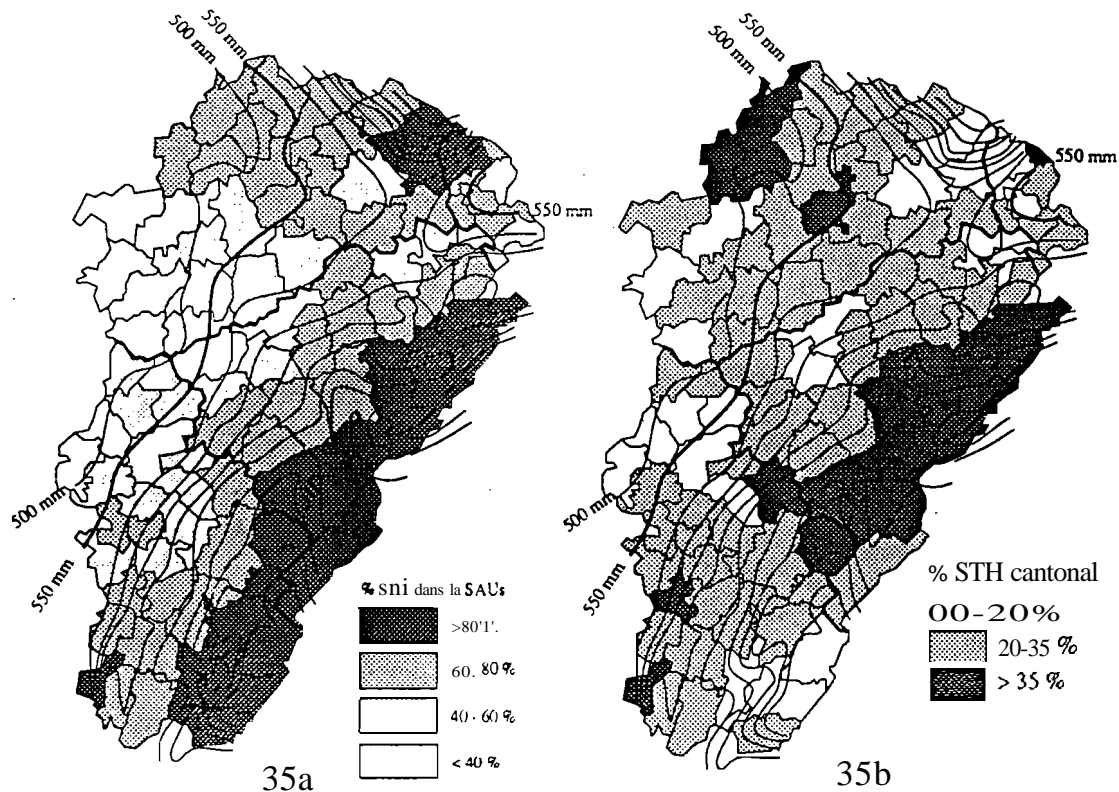


Figure 35 - Importance de la Surface toujours en herbe (STH) dans les différents cantons franc-comtois. 35a : classes définies selon le rapport ID-I/Surface agricole utilisée. Les courbes superposées correspondent aux isohyètes d'avril à octobre. 35b : classes définies selon le rapport STH/Surface cantonale. La figure 35b relativise le risque de pullulation de rongeurs en mettant en évidence la part des surfaces agricoles ou non, qui n'appartiennent pas à la prairie permanente (forêt, friches, marais, urbanisation, cultures, etc).

Ainsi, une *mosaïque fonctionnelle* pourrait être définie au niveau régional comme l'ensemble des unités (tesselles¹) caractérisées chacune par le type de fonctionnement de leur peuplement (lié à leur structure paysagère), et susceptibles d'assurer par les échanges qui s'opèrent entre elles, le maintien d'une population en extinction régulière au niveau de chacune de ces unités. Les questions qui découlent immédiatement de cette définition sont les suivantes: (1) quelle est l'étendue réelle d'une unité et sa variabilité? (2) quel est le nombre minimal d'unités et les types d'arrangement spatiaux dans la mosaïque qui permettent le maintien de la parasitose? Nous aborderons ce problème dans les perspectives de recherche.

1 élément de base d'une mosaïque.

5.2.4. CRITIQUE DE LA THÉORIE¹ PROPOSÉE

Le mode de fonctionnement proposé s'appuie sur des données éparées qui n'ont pas toutes été recueillies dans le but de son élaboration. La question se pose donc de savoir s'il est licite de proposer une théorie de cette nature sans avoir éclairci toutes les boîtes noires subsistant dans les éléments qui la composent (cf tableau 30). Je n'hésite pas à répondre par l'affirmative, et cette position sera discutée sous l'angle épistémologique dans la section 5.3.

Des incertitudes d'une autre nature subsistent. Elles tiennent à deux lacunes qu'il conviendra de combler à l'avenir, et une difficulté qu'il sera difficile de contourner dans l'immédiat.

La première lacune tient à l'absence d'études conjointes rongeurs/prédateurs à l'échelle sectorielle, qui devient la véritable échelle utile, si nous considérons que les études au niveau du biotope nous ont donné l'essentiel des résultats techniquement possibles. Les variations interannuelles de prévalence chez le renard, établies par différents auteurs (Cantat 1984, Scholl et Müller 1989, Grisot 1990 et § 3.1.2. de la présente étude), l'agrégation locale du portage par le renard (Grisot 1990), les variations d'abondance de l'espèce, n'ont pas pu être corrélées à l'état des populations de rongeurs des secteurs considérés, à la fois parce qu'aucun protocole n'avait été établi en ce sens, et aussi parce que les outils d'estimation de l'abondance des rongeurs à de telles échelles faisaient alors défaut.

La deuxième lacune tient à ce que, pour des raisons didactiques, j'ai peu insisté sur le fait que la mosaïque du massif jurassien fonctionne avec deux espèces de rongeurs des milieux ouverts, dont les amplitudes de variation d'abondance sont susceptibles d'imprimer sa dynamique au système (*M. arvalis* et *A. terrestris*). Il est donc nécessaire de suivre simultanément aux échelles sectorielles la cinétique de ces deux espèces pour avoir une idée correcte de la nature des unités fonctionnelles de la mosaïque. De plus, l'absence d'étude parasitologique fondée sur un échantillonnage stratifié des biotopes du campagnol terrestre fait ici cruellement défaut. Nous savons peu de chose des modes de contamination et des taux de parasitisme de l'espèce à ce niveau de perception, et de son importance réelle dans le cycle parasitaire, en particulier du fait des résistances qu'elle présente au développement normal et rapide des kystes hépatiques (Pétavy et Deblock, 1983). Il est cependant certain qu'en Franche-Comté et au niveau sectoriel, les durées de faible abondance du campagnol terrestre sont beaucoup plus longues que celles du campagnol des champs (cf figure 21, § 4.2.4). Ce phénomène pourrait s'expliquer par le fait que les épisodes de forte abondance des cycles démographiques du campagnol terrestre ne se déclenchent que pour des taux de Surface toujours en herbe beaucoup plus élevés que ceux observés à propos du campagnol des champs (seuils respectivement situés aux environs de 80 % de la Surface agricole utilisée: Delattre *et al.*, 1987, *versus* 50 % : Truchetet, 1990). Quel que soit le rôle réel du campagnol terrestre comme réservoir de l'échinococcose, les pullulations de l'espèce pourraient contribuer au moins à l'agrégation générale des peuplements de carnivores dans un secteur donné.

La difficulté consiste à passer d'une théorie fondée sur des estimations essentiellement qualitatives ou semi-quantitatives, à un modèle plus quantitatif. La complexité structurale et dynamique du système étudié, associée aux nombreux biais, souvent incontournables, qui s'attachent en écologie à des estimations fondées sur des variables métriques ou d'intervalle (nécessaires à l'alimentation de modèles mathématiques sophistiqués), limitent l'intérêt de ce type d'analyse au niveau de l'ensemble du système. Cependant, si l'on accepte l'idée que, dans l'état actuel de nos connaissances, cette théorie rend compte au mieux des faits observés, elle devrait alors permettre de cerner de manière moins naïve les sous-ensembles qui se prêtent à modélisation, ce qui était un des buts annoncés de ce mémoire (§ 1 sur le "choix de la démarche"). Nous aborderons ce problème dans les perspectives de recherche.

5.2.5. PRÉDICTIONS DE LA THÉORIE

L'intérêt d'une théorie est de produire des prédictions réfutables qui lui donnent sa valeur scientifique (cf § 1 et *infra*). Quelles peuvent-être les prédictions apportées par la mosaïque fonctionnelle décrite dans les

théorie: ensemble systématisé d'opinions, d'idées, d'hypothèses, sur un sujet donné. N'ayant pas trouvé d'autre terme moins pompeux pour nommer le système d'hypothèses énoncé plus haut, je prie le lecteur de m'excuser de l'emploi de ce mot bien téméraire en l'occurrence.

paragraphes précédents ?

A conditions mésoclimatiques équivalentes, sous réserve des effets dépressifs d'un épisode rabique sur la population de renard, et à un niveau de perception régional (échelle d'étude sectorielle),

- 1/ dans les secteurs dominés par des unités paysagères favorables à des périodes de plusieurs années de fortes densités de rongeurs,

la prévalence de l'échinococcose alvéolaire du renard doit s'observer en taches variables dans le temps, d'étendue et de durée sensiblement équivalentes à celles des taches à haute densité de rongeurs des milieux ouverts (*M. arvalis* et/ou *A. terrestris*)¹.

le nombre de micro-foyers actifs (détectés par l'analyse de la prévalence de l'échinococcose chez les rongeurs) doit être beaucoup plus important dans les secteurs à fortes densités de rongeurs, que dans les autres secteurs.

- 2/ dans les secteurs dominés par des unités paysagères soit favorables à de courtes périodes de fortes densités de rongeurs des milieux ouverts, inférieures à 2 ans, soit défavorables, on ne pourra pas observer de réponse numérique des renards aux fluctuations d'abondance des rongeurs (situation rencontrée en Lorraine par Artois, 1989 : page 70 ?). En conséquence,

la distribution des prévalences chez le renard paraîtra plus aléatoire dans l'espace et le temps.

la distribution des foyers actifs chez les rongeurs paraîtra également plus aléatoire dans l'espace et le temps.

Il y a seulement quelques mois, ces prédictions au niveau régional auraient été invérifiables faute de techniques adaptées: le potentiel de déplacement des renards réduisait le pouvoir de résolution des analyses fondées sur les examens d'intestin (cf § 3.1 et § 4.3), et la lourdeur des techniques d'échantillonnage des rongeurs limitaient les études au seul niveau du biotope. La mise au point en cours de sondes à ADN permettant la détection d'*Echinococcus multilocularis* dans les fèces de carnivores (Bretagne, CHU de Créteil : comm. pers.), ainsi que des techniques de suivi des populations de campagnols à petite échelle (Delanre *et al.*, 1990), permettent d'envisager des essais de réévaluation dans un avenir très proche

5.3. RATIONALITÉ DE LA DÉMARCHE

Au stade conclusif auquel nous a amené la rédaction de ce mémoire, ce chapitre a pour but d'évaluer brièvement la conformité de la démarche menée, à nos choix initiaux (introduction) et aux normes actuelles de la science.

Il a été largement démontré que la découverte scientifique procède d'autre chose que de la seule logique formelle (Popper 1985, Giordan 1987), Mais il est quelque peu irréaliste de croire que l'intuition naît du néant: s'il est exact que "l'induction, à savoir une inférence fondée sur la multiplicité des observations est un mythe" (Popper, 1985), dans le sens où l'induction n'est pas en elle-même une démonstration, il est tout aussi important de considérer "qu'il nous est impossible de penser à quelque chose que nous n'ayons pas auparavant senti par nos sens externes ou internes" (Hume in Popper, 1985) Autrement dit deux défauts majeurs me semblent à éviter dans le domaine de l'écologie : 1/ formuler une théorie qui ne soit pas imprégnée d'une connaissance inductive: approfondie du système étudié (intuition mal nourrie) ; 2/ formuler une théorie qui ne se prête pas à l'énoncé de conjectures réfutables (intuition mal dirigée), Dans les systèmes complexes, négliger la première étape revient à se mettre en situation de ne pouvoir énoncer que des prédictions qui seront toujours réfutées (bruit de fond perpétuel dû à la non-prise en compte de la complexité du système) ou que des évidences notoires. Inversement se limiter à la première étape en approfondissant toujours plus sa perception du système, revient à suspendre perpétuellement le moment où la théorie et les prédictions seront énoncées, et donc à se soustraire au caractère scientifique de la démarche. Cette attitude

i La réponse numérique d'un secteur dépend à la fois de la dynamique de la population qui l'occupe, et de celle des peuplements de rongeurs. Le de réponse numérique des renards à la croissance d'une population de rongeurs est égale ou supérieure à un an (durée incluant la période de production et de dispersion des jeunes).

rejoint alors les implicites de la pensée de Descartes (autorité des sens/doute méthodique) ou de Bacon (autorité de l'entendement/évidance de l'induction) dont les insuffisances épistémologiques ont été détaillées par Popper, et me semblent particulièrement conséquentes dans l'étude des systèmes complexes (postulat d'objectivité en opposition avec la réalité historique de la subjectivité partagée, pensée analytique dont la mise en œuvre devient exclusive d'une approche systémique, mythe d'avancée linéaire et hiérarchisée de la connaissance démenti par l'ensemble de l'histoire des sciences - Giordan, 1987 -).

Qu'en est-il de ce mémoire en regard de ces deux écueils? Et avons nous répondu au défi de Gemmel énoncé en introduction ?

Savoir si l'intuition a été assez nourrie est affaire subjective... et ne peut guère être jugé *qu'a posteriori* dans l'étape de tentative de réfutation de la théorie. Les quatre années qui bornent une formation doctorale, auxquelles il faut ajouter l'expérience plus ancienne de l'équipe qui m'accueille constituent des limites incontournables.

Le choix d'une approche globale et hiérarchisée (holisme descriptif de Wilson, 1988), dont Rioux et coll., en France, ont suffisamment démontré la pertinence dans les études éco-épidémiologiques, a conduit d'abord à une description du système. Les éléments de cette description, concernant par exemple la répartition des fèces de carnivores dans la nature, ou encore celle des hôtes du ténia, constituent une grande part du corps du mémoire. Ils ont, nous l'avons souligné à chaque fois, une valeur épidémiologique d'usage très probable. Il s'agit là de technique et non de science. Mais connaître des objets n'est pas l'équivalent de comprendre les relations qui les lient. Le fait d'avoir choisi de suivre des tendances convergentes, à travers des descripteurs variés utilisés uniquement de manière comparative, nous a certainement permis de dépasser l'obstacle de la lourdeur d'estimations absolues (qui, pour des raisons techniques, fixent l'attention sur les objets), ou de la chimère d'une modélisation trop précoce, pour tenter de pressentir les relations qui assurent le fonctionnement du système. A cet égard, les interprétations avancées peuvent apparaître comme présentant un minimum de cohérence interne (théorie), qui n'avait -à notre connaissance- pas encore pu être établie par d'autres approches (Gemmel, 1987). C'est donc un élément de réponse au défi de Gemmel. Cette construction de l'esprit est modifiable, contestable, et d'autres interprétations peuvent légitimement être imaginées. Bien qu'argumentée, elle n'est pas, *en elle-même* rationnelle, dans le sens où seules les mathématiques pures (à distinguer de l'usage des mathématiques en sciences expérimentales) et la logique formelle réalisent des démonstrations intrinsèquement valides.

Par contre, le caractère réfutable des prédictions (en particulier du § 5.2.5.) offre prise au rationalisme critique. La possibilité réelle d'exercer ce dernier, qui conduit à une prise de conscience de subjectivité partagée, relativisant l'absolu d'une fausse objectivité de type cartésien (cf De Rosnay 1975 et Popper 1985), donne son caractère scientifique à la théorie qui découle de l'ensemble du travail. Et donc, "même la réfutation d'une théorie à laquelle je suis attaché me réjouit désormais, car là aussi la science remporte un succès" O.C. Eccles in Popper, 1985). Et si cette réfutation doit arriver, la plus grande récompense intellectuelle serait qu'elle aboutisse à une autre interprétation mieux ajustée à notre perception de la réalité. Exactement à la manière d'un modélisateur qui améliore son modèle sous la pression des faits émergeant de l'observation du réel...

6. PERSPECTIVES DE RECHERCHE 1

L'ensemble des résultats et des hypothèses énoncées dans ce mémoire mettent l'accent sur des questions posées au niveau des communautés, à des niveaux de perception régionaux, sur le moyen ou long terme (durée minimale: 10 ans). Ces niveaux de perception sont également ceux qui correspondent à l'échelle d'intervention des gestionnaires actuels de l'environnement. Nous sommes convaincus qu'aborder les communautés à ces niveaux passe par un style de recherche dont les voies ont déjà été explorées avec succès, pour l'étude des peuplements de rongeurs et la prédation, dans les régions boréo-arctiques de l'ancien et du nouveau monde (pour les scandinaves², équipes d'Anderson, Angelstam, Erlinge, Hansson, Henttonen, Korpimäki, Undén, Linström, Myllymäki, etc. ; pour les canadiens, Bergerud, etc.).

Nous présenterons donc d'une part le fil directeur qui pourrait conduire des recherches menées en écologie fondamentale, et d'autre part celui qui permet d'envisager leur développement dans le domaine des applications et des sciences de l'ingénieur.

6.1. DANS LE DOMAINE DE LA RECHERCHE FONDAMENTALE

Le problème posé par la compréhension du fonctionnement du cycle sauvage de l'échinocoque alvéolaire nous confronte à trois catégories de questions qui sont autant de défis méthodologiques: (1) comment s'exerce le lien entre un système paysager et les caractères d'amplitude et de périodicité des cycles démographiques de micromammifères ? (2) comment la communauté de prédateurs répond-elle à ces variations ? (3) comment le flux parasitaire se maintient-il dans un tel système? On peut d'emblée noter que si la résolution globale des trois questions intéresse le parasitologue, la résolution des deux premières intéresse respectivement l'agronome (rongeurs ravageurs) et le gestionnaire de la faune sauvage (conservation des espèces et cynégétique) (*cf. infra* 6.2.).

Le contexte de leur mise en œuvre n'est cependant pas désincarné, et on peut manifester "un pessimisme raisonné" vis à vis de leur avenir, comme généralement de celui des recherches en écologie visant des études à moyen ou long terme. Dans ce domaine, et sauf rarissime exception, si l'impétrant croit devoir assurer à un décent son avenir et des responsabilités professionnelles, une part importante de son temps doit être consacrée, d'une part à un financement de sa formation doctorale extérieur à son activité de recherche (salaire), et d'autre à la participation aux multiples quêtes de financements de ses recherches (fonctionnement, équipements, etc.), tout toujours dans un contexte d'équipe aussi efficace que celui dont j'ai bénéficié. La faiblesse des politiques de recrutements (due à un fonctionnement par à coups budgétaires, au détriment de la structure d'âge de la population de chercheurs), rend difficile le dimensionnement rapide d'une équipe productive (les évaluations se font tardivement, trop souvent *a posteriori*. faute d'outil ou/et d'effort pour parier rationnellement sur des résultats futurs). Quel temps et quels moyens reste-t-il alors à la recherche elle-même? Rausch (1988) dans son article de synthèse "Life-cycle patterns and distribution of *Echinococcus* species", achevait sa conclusion ainsi: "It is evident that this successful group of cestodes will provide opportunities for productive research in the field and in the laboratory for a long time in the future. Indeed, the problem of hydatid disease may well be intensified as a consequence of the ever-increasing disruption of ecosystems by the expanding human population, combined with the seemingly inevitable deterioration of living standards worldwide. We must re-assess our priorities in the training of students, if we are to have in the future sufficient numbers of parasitologists competent to undertake the kinds of field investigations that in the past have been so productive". Les inquiétudes de ce grand nom américain de l'éco-parasitologie se joignent à celles des professionnels de la recherche française (Di Castri 1990; Casc, de Ricqlès, Jouventin, Ramade in Perrier 1990; etc.). On peut donc considérer avec une dose d'humour ce chapitre traditionnel, et les perspectives de recherches énoncées par un apprenti-chercheur qui est tout en bas de la pyramide hiérarchique des décisions, et qui risque d'être le dernier à pouvoir effectivement les orienter...

- 2 expliquerons plus loin les raisons écologiques qui, en partie, conduisent à ce succès scandinave. D'autres tiennent à des différences de cadre de travail, qui peuvent être évoquées à la suite immédiate de la note précédente (Hansson and Henttonen, 1988): "Most long-term studies are still from Europe" (en fait la Scandinavie) "and the USSR, while North American series cover mainly the few years needed for a doctoral thesis".

6.1.1. DOMAINE DES CINÉTIQUES DE POPULATIONS DE RONGEURS

La notion de mosaïque fonctionnelle proposée plus haut implique l'idée de juxtaposition à un niveau régional, d'éléments structuraux paysagers, dont chacun conditionne un type de cinétique de population de rongeurs (pour le système étudié ici : *Microtus arvalis* et *Arvicola terrestris*). Jusqu'à ce jour les études menées au niveau de la population, mais à l'échelle des individus, par de nombreuses équipes de recherche, n'ont pu conduire ni à la compréhension des mécanismes qui gouvernent les cycles de population, ni à leur description spatiale précise. L'obstacle rencontré et les perspectives actuelles de recherche sont parfaitement résumés par Udicker (1988)¹ qui insiste sur le caractère prioritaire d'études menées au niveau du paysage, en vue de cerner les frontières, spatiales au moins, des phénomènes étudiés. Les comparaisons de résultats obtenus dans différentes régions françaises sur *M. arvalis*, en collaboration avec différents organismes de recherche et d'application, montrent le lien qui existe entre l'utilisation générale de l'espace agricole et l'amplitude des variations d'abondance de l'espèce (Delattre, Giraudoux, Baudry *et al.*, 1991 : proposé pour publication). Ce lien est également pressenti pour *Arvicola terrestris* (Delattre *et al.* 1987), dans des modalités légèrement différentes (cf § 5.2.4).

L'obstacle le plus important au développement de recherches à ce niveau de perception tient au manque d'outils légers de suivi des abondances de campagnols. Les lignes standards de pièges (Spitz 1974, Pascal 1984) obligent à des travaux de terrain très lourds à mener, non envisageables aux échelles adaptées au problème à résoudre. Une partie de nos efforts portent donc sur la mise au point d'outils légers de suivi d'abondance des populations à échelle sectorielle. Des expérimentations de terrain, conduites en parallèle avec les objectifs immédiats de la présente recherche, ont conduit à proposer une méthode de suivi de l'abondance du campagnol des champs par indices (Delattre, Giraudoux *et al.* 1990), qui permet maintenant l'étude des cinétiques de population d'une région entière (pilotage du mémoire d'ingénieur ENITA de D. Truchetet avec les Services de protection des végétaux de Bourgogne: Truchetet, 1990) et, à cette échelle, le développement d'études de la distribution spatiale de la population sur des transects paysagers (premiers sondages effectués au printemps et en été 1989 ; protocoles de routine commencés dans le canton de Levier au printemps 1991). Bien que le problème soit plus complexe chez *Arvicola terrestris* (confusion possible entre plusieurs espèces, variations saisonnières d'activité, variation des indices selon les types de sols, etc.), des expérimentations sont actuellement conduites avec les Services de protection des végétaux. Elles visent à rendre objectifs les critères de surface utilisés dans le choix des procédures d'échantillonnage actuelles, et en rationalisant ces mêmes procédures, à accroître la précision de notre perception régionale des fluctuations d'abondance de l'espèce. Les premiers résultats sont prévus au printemps 1992.

Nous pouvons donc envisager immédiatement pour *M. arvalis*, et dans quelques mois pour *A. terrestris* la caractérisation des tesselles de la mosaïque fonctionnelle selon 3 axes pluridisciplinaires de recherche :

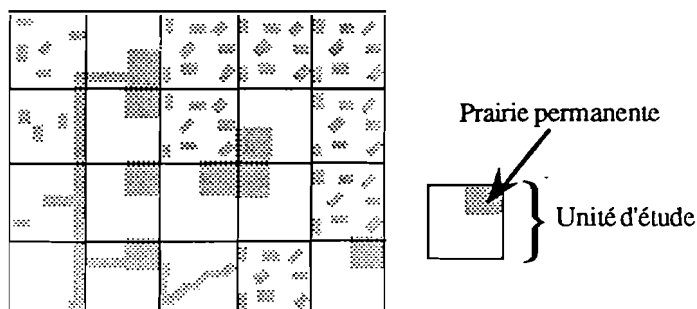
- Caractérisation paysagère des éléments de la mosaïque (tesselles) :

A1 - Les premières tentatives d'analyse réalisées à partir de descripteurs de l'espace assez rudimentaires (taux d'occupation de l'espace par la prairie permanente, par la forêt, etc.), laissent suspecter CI) à l'intérieur de chaque unité d'étude (échelle d'une commune ou d'un canton), l'importance des arrangements spatiaux réalisés par certains milieux, et (2) à un niveau plus large, l'importance des arrangements spatiaux réalisés par l'ensemble des tesselles (figure 36, page suivante). Les *outils de l'écologie du paysage* semblent particulièrement adaptés pour aborder ce genre d'étude (Baudry, 1985), et une collaboration est d'ores et déjà engagée en ce sens.

A1 - La nécessité d'avancer rapidement dans la réflexion nous a conduit à utiliser les statistiques de l'I.N.S.E.E. et du Recensement général agricole pour décrire les caractéristiques d'utilisation de l'espace de chaque unité d'étude. Ce choix nous a donc imposé un type d'unité, administrative (canton ou commune),

"the multi-annual cycles often shown by these species of rodents have eluded explanation in spite of 60 and more years of continuous effort by many investigators. I have been directly involved in this effort for 30 of those years (...). Since changes are a population level phenomenon, much early research was devoted to measuring population properties such as survival rates, birth rates, average aggressiveness, etc. and correlating these with each other and with numerous environmental factors. This led mainly to a long list of conclusions, all correct, concerning what does not explain the observed changes in density. For me a breakthrough in understanding came when the problem was viewed in a community context. (...) A second breakthrough was achieved when the problem was placed in a still higher level of namely that of landscape. (...) These examples support the importance of being able to think holistically, to look outwardly from the boundaries of the phenomenon under study and thereby place it in a more inclusive context".

Figure 36 - Schéma théorique illustrant la nécessité d'envisager les arrangements spatiaux des milieux ayant une incidence sur la population de campagnol, à la fois selon leur organisation dans chaque unité d'étude, et selon la disposition réciproque des unités. Le morcellement plus ou moins grand de chaque milieu, sa connectivité spatiale et biologique avec les voisins, conditionnent très probablement la dynamique globale du système et ne peut s'exprimer à travers des descripteurs aussi globaux que le taux de STH ou de foré, identiques ici d'une unité à l'autre



dont nous avons examiné les limites d'usage à diverses occasions (§ 3 et 5.2.3 principalement). Les découpages communaux et cantonaux ne correspondent que rarement à des entités écologiques satisfaisantes : il sera donc nécessaire, de *redéfinir ces unités par l'interprétation de photos satellitaires régionales*. La séparation des signatures spectrales de prairies pérennes, friches, forêt et labours ne pose guère de problèmes (stage Education Nationale de télédétection). L'analyse automatique des structures, nécessaire pour alimenter la réflexion de l'écologiste du paysage, est plus problématique, et un certain nombre d'allers et retours entre les deux disciplines sera nécessaire. La collaboration avec un laboratoire de géographie est envisagée et des contacts sont pris en ce sens (Wieber, Université de Besançon), qui n'ont pas encore pu aboutir, faute de temps à y consacrer.

8 Etude des modalités de propagation des fluctuations d'abondance des rongeurs

Les éléments de recherche proposés ci-dessus (suivi des cinétiques, caractérisation des paysages), permettent une description spatio-temporelle des phénomènes à un niveau de perception élevé (régional). A des échelles spatiales inférieures, les modalités de propagation des cycles d'abondance peuvent être étudiés selon trois axes complémentaires:

81 - en analysant au niveau sectoriel l'évolution des *structures spatiales d'abondance* en fonction des éléments structuraux du milieu, Les outils d'étude par indice des variations d'abondance de *M. arvalis* sont déjà opérationnels pour entreprendre ce type de recherche (*cf supra*). La difficulté sera plus grande pour *Arvicola terrestris* car la méthode en cours de mise au point, si elle aboutit, permettra des études à l'échelle du secteur, mais non du biotope, D'autres méthodes devront être adaptées à cette échelle pour cette espèce (*e/paragraphe suivant*).

82 - en utilisant les différents *marqueurs génétiques* actuellement disponibles, ou en suscitant des recherches pour leur mise au point. L'expression ou la fréquence de certains allèles pourraient être liés à la dynamique démographique de la population étudiée. L'efficacité de ce type d'étude est, bien sûr, liée à leur inclusion dans un programme permettant de les situer dans la dynamique régionale du cycle.

83 - en s'appuyant sur des *modèles mathématiques de propagation*, pour tester le lien qui existe entre les structures paysagères (*cf supra*) et les modalités de propagation de la pullulation, aux échelles où cela est possible, et éventuellement en intégrant leurs emboîtements (Allen et Starr, 1982). A partir du moment où un certain nombre de suivis de populations aura pu être effectué sur une base d'échantillonnage déterminée par une connaissance ciblée des structures paysagères (*cf supra*), l'effet prévu de tel ou tel modification paysagère pourrait alors être testée, Des modèles construits par la méthode de Huygens (Auger, comm. pers.), ou s'appuyant sur la théorie de la percolation (Baudry, comm. pers., Grassberger 1991) pourraient à cet égard constituer des outils intéressants. Une approche théorique de la notion de mosaïque fonctionnelle, pourrait également être réalisée à partir des concepts mathématiques utilisés dans l'étude de la persistance de métapopulations dans des aires de distribution en taches où se réalisent des extinctions régulières (Harrison et Quinn, 1989). L'adéquation de ce type d'étude à la description de la réalité dépend cependant de l'approfondissement de nos connaissances sur les domaines de valeur d'un certain nombre de variables et sur la forme et l'étendue des tesselles de la mosaïque.

C Etude de la distribution de la *Echinococcus multilocularis* chez les rongeurs

La distribution du parasite dans les populations de rongeurs doit, dès lors, être étudiée en liaison avec leur contexte démographique. Deux types d'analyse peuvent être tentées :

C1 - la prévalence d'*Echinococcus multilocularis* chez les rongeurs étant parmi les plus faibles de celles des cestodes régionaux de cycle analogue, notre équipe a étudié la distribution spatiale d'autres cestodoses larvaires au niveau du biotope (Le Pesteur 1990, Le Pesteur *et al.* 1991). *Taenia taeniaeformis*, qui réalise son cycle de développement par le genre *Felis* et les rongeurs, présente par exemple une distribution spatiale comparable à celles de l'échinocoque alvéolaire (hautes prévalences en lisières de labours), mais avec des prévalences 3 fois supérieures à l'échelle d'une zone de 1000 ha. Ce type d'étude n'engage pas à la mise en oeuvre de protocoles spécifiques (l'autopsie d'un rongeur en vue de diagnostiquer une échinococcose permet le diagnostic d'autres cestodoses). Il est donc possible, dès lors, de mener en parallèle les études sur plusieurs cestodoses, quelle qu'en soit l'échelle (y compris celles auxquelles pourraient être testées les prédictions du § 5.2.5), d'établir un certain nombre d'analogies, et peut-être même d'en déduire des éléments quantitatifs qui ne pourraient être observés du fait des prévalences habituellement très faibles de l'échinocoque chez les rongeurs.

C2 - nous n'avons actuellement aucun moyen de connaître la pression réelle d'infestation chez les rongeurs (cf § 4.5), qui, sans précaution, ne peut être traduite par la prévalence observée d'une maladie diagnostiquée par examen macroscopique et histologique du foie (on ne peut détecter la maladie si les défenses immunitaires sont efficaces). La mise au point et l'utilisation d'un test de séro-diagnostic (type ELISA, adapté aux rongeurs à partir de l'EM2 de Godstein ?) permettrait, d'une part de détecter des stades précoces d'infestation (indétectables par examen hépatique), donc d'augmenter les effectifs observés, et d'autre part, de s'assurer que les variations de prévalences observées ne correspondent pas à des variations spatiales d'immuno-compétence.

L'ensemble de ces recherches doivent contribuer à déterminer la dimension et la dynamique des tesselles de la mosaïque. En particulier, les recherches visant à la caractérisation des unités paysagères (A1, A2), et à la détermination spatiale des structures d'abondance des rongeurs sur le terrain (B1) peuvent aboutir rapidement.

6.1.2 RÉPONSE DES PRÉDATEURS AUX VARIATIONS DE LEURS PROIES PRINCIPALES, ET DISPERSION

Le présent mémoire étaye l'hypothèse d'une réponse fonctionnelle et numérique des prédateurs de taille moyenne aux variations d'abondance de leurs proies principales. L'obtention de résultats consolidés est conditionnée par un prolongement suffisant de l'étude. Les chercheurs scandinaves ont pu réaliser de belles démonstrations concernant les réponses fonctionnelles et numériques des populations de prédateurs aux variations d'abondance de leurs proies. Les succès obtenus sont souvent attribués au fait que les systèmes écologiques boréo-arctiques sont constitués d'un faible nombre d'espèces en comparaison de ceux des systèmes tempérés, donnés comme beaucoup plus complexes tant en nombre d'espèces, que dans leur structuration spatiale. Mais on peut supposer que même dans ces dernières régions, le fonctionnement de certaines espèces ou groupes d'espèces de proies, par la grande amplitude de leurs variations d'abondance, imprime, dans certains cas, sa dynamique générale à l'ensemble du système. Le présent mémoire plaide en ce sens. Le déclin des populations de *M. arvalis*, dont l'abondance maximale et l'accessibilité est sans commune mesure avec celle des autres espèces de rongeurs, semble explicatif des changements observés chez les prédateurs étudiés. Avec toute la prudence requise concernant l'assimilation d'une causalité statistique à une causalité biologique, l'agrégation des cas humains d'échinococcose semble bien liée aux zones où les pullulations de rongeurs sont les plus probables, et où l'augmentation du nux parasitaire peut tenir à un renforcement des interactions proies/prédateurs. Ce type de système est donc un outil de choix pour observer les relations qui lient les prédateurs à leurs proies. Ce type d'approche, dont les principes généraux ont déjà fait l'objet d'une publication (Roger *et al.*, 1987) suppose, comme nous l'avons souligné dans ce mémoire, de focaliser l'attention du chercheur sur les tendances exprimées par la comparaison d'indices convergents, plutôt que sur des techniques lourdes d'estimations absolues, qui ont déjà fait la preuve des impasses méthodologiques auxquelles elles aboutissent en dynamique de population, à ces niveaux de perception.

Le système décrit plus haut, met l'accent sur le rôle des carnivores comme agent de dispersion de l'échinococcose alvéolaire dans le cycle sauvage renard/rongeurs étudié ici, et peut-être dans le cycle semi-domestique chien-chat/rongeurs. Les questions patentées concernent donc, d'une part la mesure du flux

parasitaire, à des niveaux et des échelles spatiales et temporelles mieux ciblées, et d'autre part la mesure des capacités de dispersion des carnivores sauvages aux différentes phases du cycle démographique des rongeurs.

A. Mesure du flux chez les hôtes

Une seule technique est utilisée actuellement : le diagnostic direct de présence par autopsie et examen des intestins. Trois autres techniques sont en cours de mise au point: diagnostic sérologique et diagnostic coprologique par inununo-antigènes spécifiques (Deplazes *in* Grisot, 1990), diagnostic coprologique par sonde à ADN (Bretagne, comm. pers.).

A1 - mesure de l'intensité du flux parasitaire domestique: les méthodes de diagnostic direct par autopsie ne peuvent pas être utilisées chez les animaux domestiques pour des raisons évidentes. De gros espoirs sont donc fondés sur la mise au point d'un diagnostic coprologique, qui offrirait toute la souplesse nécessaire à la mise en œuvre d'études aux niveaux de perception adaptés, déduits de notre connaissance des fluctuations d'abondance des rongeurs.

A2 - mesure de l'intensité du flux parasitaire sauvage: à plusieurs reprises nous avons souligné les limites vite atteintes du pouvoir de résolution spatial et temporel de la méthode de diagnostic direct par autopsie de renards obtenus lors des tirs de nuits. A cela s'ajoute l'impossibilité légale d'étudier l'infestation du chat sauvage qui est une espèce protégée. De très gros espoirs sont donc également fondés sur la mise au point de diagnostics coprologiques, dont l'utilisation pourrait-être pensée dans le cadre d'un plan d'échantillonnage conjoint rongeurs/carnivores. Celui-ci est un élément indispensable au test de l'hypothèse de la mosaïque fonctionnelle (*cf* § 5.2.5).

B - Dispersion des carnivores sauvages.

En tout état de cause, "étude de cette dispersion pourrait améliorer notre interprétation de la diffusion latérale de la parasitose alentours d'un foyer actif (*cf* § 3.1.3). Le transport de l'échinocoque alvéolaire s'effectue par les hôtes définitifs, principalement le renard, passant d'une tesselle à une autre. Une mesure des possibilités réelles de dispersion des renards serait donc à tenter. Elle ne serait pleinement intéressante que si elle pouvait être menée au niveau d'organisation de la population. Une perspective pourrait être offerte à cet égard par le marquage collectif fluorescent (Fichet, 1989). Le choix des fluorochromes, l'évaluation des dosages et des modes d'administration restent à étudier. Une autre perspective peut être offerte par les marqueurs génétiques, encore qu'il ne soit pas évident que pour cet espèce à forte capacité de déplacement, les distances entre populations d'échantillonnage soient suffisantes pour pouvoir distinguer des différences exploitables.

6.1.3. MAINTIEN DU FLUX PARASITAIRE DANS LE SYSTEME

Sur la bases des résultats obtenus dans les domaines évoqués plus haut (rongeurs et carnivores), une tentative de mise en place d'un modèle de fonctionnement plus quantitatif pourrait être alors effectuée, prenant en compte (1) les échelles significatives du système, (2) la dynamique interne des tesselles (3) la dynamique de passage du parasite d'une tesselle à l'autre de la mosaïque. Mais nul doute qu'avant d'arriver à cet hypothétique résultat final, la réflexion sur les nombreux résultats intermédiaires aura permis d'une part de faire avancer les performances de l'écologie dans un tel type d'étude, et d'autre part d'en déduire des concepts applicables dans la gestion des populations de rongeurs, de carnivores et, bien sûr, dans la lutte contre le parasite.

6.2 DANS LE DOMAINE DU DÉVELOPPEMENT

Quatre domaines sont concernés : la santé publique et vétérinaire (maîtrise de la parasitose), l'agronomie (maîtrise des rongeurs ravageurs), la gestion de la faune sauvage orientée vers la conservation des espèces et la cynégétique. Les perspectives d'applications dans la prévention primaire de l'échinococcose sont la conséquence directe des objectifs de recherche annoncés dans ce mémoire, et les autres en sont des sous-produits. Il est cependant difficile de compartimenter les choses, surtout dans le contexte d'équipe qui est le nôtre : il n'y a pas eu lieu d'établir une différence de nature entre des recherches visant à connaître les modalités de fluctuation d'abondance des rongeurs à un niveau de perception régional, selon que le domaine d'application envisagé est épidémiologique ou agronomique!

5.2.1. DÉVELOPPEMENT DANS LE DOMAINE DE LA PRÉVENTION DE L'ÉCHINOCOQUE ALVÉOLAIRE

Les résultats obtenus permettent d'esquisser les perspectives d'un meilleur ciblage des mesures de prévention de l'homme contre la maladie:

- très faible probabilité d'infestation par cueillette de petits fruits forestiers dès qu'on s'écarte de la lisière immédiate des chemins, en opposition avec les risques beaucoup plus élevés de contamination dans les prairies (cueillette de pissenlits, légumes cultivés en plein champ et consommés crus, etc.) et les villages eux-mêmes (animaux domestiques, potagers).
- plus hauts risques d'infestation dans les secteurs et périodes où sont observées de fortes densités de campagnols des champs et de campagnols terrestres sur de longues durées.
- enfin, la comparaison des résultats d'étude des prévalences de l'échinocoque alvéolaire chez le renard par les services vétérinaires devrait intégrer l'existence non seulement de variations saisonnières, mais aussi de variations interannuelles vraisemblablement liées à la démographie des populations de rongeurs à différents niveaux de perception.

L'identification des lieux et périodes précités, relativement aisée avec des méthodes allégées d'échantillonnage des rongeurs, pourrait conduire à un meilleur ciblage et à un renforcement des mesures de prévention primaire et secondaire : information des habitants, dépistages sérologiques, vaccination des carnivores domestiques, ou encore des carnivores sauvages.

En examen de cette dernière possibilité a été commandé par l'Organisation Mondiale de la Santé au Centre National d'Etudes Vétérinaires et Alimentaires, L.E.R.P.A.S., qui a souhaité nous associer à cette réflexion, puis à la programmation éventuelle de la campagne (Aubert, 1990). Les éléments cartographiques apportés dans le présent mémoire et qui n'étaient pas encore établis au moment de la rédaction du protocole, devraient permettre d'approfondir la stratégie à retenir dans le choix des lieux et des dates d'essais.

5.2.2. DÉVELOPPEMENT DANS LES AUTRES DOMAINES

Bien imprudent serait le chercheur en écologie, qui, actuellement, n'aurait pas plusieurs fers au feu... Comme nous l'avons évoqué plus haut, les outils mis au point pour approfondir notre perception de l'épidémiologie de l'échinococcose alvéolaire, sont aussi des outils utilisables dans le domaine de l'agronomie ou de la gestion de la faune. Nous évoquerons donc deux des pistes de développement des recherches, qui croisent celles menées sur l'écologie de la parasitose :

- dans le domaine agricole, les outils allégés de suivis des populations de rongeurs, alliés à la mise en place de cartes thématiques adaptées au problème, permettront dans un bref délai d'optimiser les travaux de terrains menés par les Services de protection des végétaux et les organismes para-agricoles (ACTA, etc.), dans le sens d'une meilleure connaissance des risques régionaux de pullulation. Un gain de temps de plus de 50 % peut être espéré en regard des échantillonnages classiques effectués par piégeage en ligne, avec une meilleure appréciation de la dynamique spatiale des phénomènes (séminaire INRA-ACTA-SPV du marais Poitevin, décembre 1990). Des logiciels adaptés à ce type de suivi sont élaborés (cf annexe 1) et, pour les techniques les plus récentes, en cours d'élaboration.
- dans le domaine de la conservation des espèces, la démonstration de la validité des suivis de populations d'animaux sauvages par indices, au niveau de la communauté et selon un choix raisonné du niveau spatial et temporel de perception, comme la confirmation de l'importance de reports de prédation suspectés dans la présente étude, rend possible un style différent de gestion des carnivores sauvages, déterminée plus rationnellement en fonction de la conservation de certaines espèces, de l'intérêt des agriculteurs et/ou des chasseurs.

Dans tous les cas, la transformation rapide de l'espace agricole européen rend nécessaire la mise au point d'outils de gestion opérationnels de la faune sauvage. On peut par exemple avancer que dans les trente dernières années, la mise en prairie permanente d'espaces anciennement dévolus à d'autres spéculations agricoles, a contribué à déterminer une augmentation de la fréquence et de l'étendue des pullulations de rongeurs (*M. arvalis* et *A. terrestris*). Les conclusions de ce mémoire accréditent l'idée que le flux parasitaire de l'échinococcose alvéolaire, dans l'est de la France et particulièrement la moyenne montagne, peut s'en trouver renforcé. Il est possible que ce type de déterminisme explique, au moins en partie, la croissance du nombre de cas humain soulignée par Houin et Liance (1983). Sans doute, plus généralement, que les changements d'utilisation des terres conduisent à de nouveaux types de fonctionnement de la faune sauvage, qu'il serait prudent et économiquement avantageux de prévoir et d'accompagner rationnellement, si ce n'est dorénavant.

7. BIBLIOGRAPHIE

- Allen (T.F.H.), Starr (T.), 1982. - *Hierarchy perspectives for ecological complexity*. The University of Chicago Press, Chicago and London, 310 p.
- Artois (M.), 1989. - *Encyclopédie des carnivores de France. Tome 3: Le Renard roux*. S.F.E.P.M., s/Erdre, 90 p.
- Artois (M.), Aubert (M.), 1985. - Behaviour of rabid foxes. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 40 : 171-176.
- Artois (M.), Aubert (M.), Stahl (P.), 1990. - Organisation spatiale du Renard roux (*Vulpes vulpes* L., 1978) en zone d'enzootie de rage en Lorraine. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 45 : 113-134.
- Artois (M.), 1981. Méthodes de dénombrement des populations du Renard roux. *Bull. Mens. Off. Nat. Chasse*, 47 : 23-32.
- Artois (M.), Stahl (P.), 1989. - Prédation des rongeurs par le Renard roux (*Vulpes vulpes*) en Lorraine. *Faune* 6 : 279-294.
- Aubert (M.), 1990. - Protocol for the planning and coordination of field trials on alveolar echinococcosis control in Europe. *Rapport CIEVAILERPAS-WHO*. 22 p.
- Aubert (M.), Jacquier (P.), Artois (M.), Barrat (M.), Basile (AM.), 1986. - Le portage animal d'*Echinococcus multilocularis* en Lorraine et ses conséquences sur la contamination humaine. I Approche biogéographique. *Bull. Soc. Fr. Parasitol.*, 4 (1) : 59-64.
- Aubert (M.), Roboly (O.), Migot (P.), 1988. - Le tir de nuit du Renard dans le cadre de la prophylaxie de la rage. Premier bilan et perspectives. *Bull. mens. Off. Nat. Chasse*, 128 :
- Barbault (R.), 1981. - *Biologie des populations et des peuplements*. Masson, Paris, 200 p.
- Baudry O.), 1985. - *Utilisation des concepts de Landscape Ecology pour l'analyse de l'espace rural*. Thèse doct., Rennes 1. 497 p.
- Blondel Q.), 1979. - *Biogéographie et écologie*. Masson, Paris, 173 p.
- Blondel Q.), 1986. - *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris, 221 p.
- Boissieu Q.), Morand (M.), 1981. - relative à l'Echinococcose du renard dans le Jura. *Bull. Soc. Sci. Vét. et Méd. Comp.*, 83 (5) : 259-262.
- Boussieu (M.), Bresson Liancc (M.), Houin (R.), 1986. - Un nouvel hôte intermédiaire *multilocularis* en France: le Rat musqué (*Ondatra zibethicus* L.). *Ann. Parasitol. Hum. Camp.*, : 431-434.
- Brunner CH.), Coman CE.), 1974. - *The identification of mammalian hair*. Inkata Press, Melbourne, 176 p.
- Chanson Q.M.), Courbet (P.), Giraudoux (P.), Michaud (G.), Michelat (D.), 1988. - Etude sur la reproduction et les déplacements de la Chouette effraie (*Tyto alba*) en Franche-Comté: réflexions méthodologiques. *Alauda*, 56 (3) : 197-225.

- Chermette CK), 1983. - Importance et situation actuelle des échinococcoses larvaires en France (C²° panie). L'échinococcose multiloculaire. *Le Vétérinaire*. 15 (74) : 287-293.
- Combes CC), 1980, - Les mécanismes de recrutement chez les métazoaires parasites et leur intégration en termes de stratégies démographiques. *Vie et Milieu*, 30 : 55 -63
- Contat CF.), 1984. - *Contribution à l'étude épidémiologique de l'Echinococcose alvéolaire en Haute Savoie. Etude histologique des lésions*. Thèse vét., Lyon.
- Corbett (L.K.), 1989. - Assessing the diet of Dingoes from feces : a comparison of three methods.]. *Wildl.* 53 : 343-346.
- Débrot CS.), Fivaz CG.), Mermod CC), Weber (J.M.), 1982. - *Atlas des poils de mammifères d'Europe*. Ed. Inst. Zool. 208 p.
- (J.P.), Damange (I.P), Pascal (M.), Habert CM.), 1988. - Rôle de la prédation et influence de la structure du paysage agricole sur le développement des cycles d'abondance des populations d'*Arvicola terrestris* Scherman. *Bull. O.EPP*, 18 : 415-422.
- De:atre (J.P.), Damange Roger (M.), 1987. - *Analyse comparative des fluctuations de populations de rongeur. Rôle de la prédation et de la structure des paysages*. Act. Coll. "Biologie des populations", Lyon: 537-545.
- Delaure Giraudoux (p.), Damange (J.P.), Quéré (J.P.), 1990 - Recherche d'un indicateur de la populations du Campagnol des champs (*Microtus arvalis*). *Rev. Ecol. Terre et Vie*, 45 : 3i 5-384.
- Delaure CP), Giraudoux CP.), Pascal (M.), 1991. - L'échinococcose alvéolaire. *La Recherche*, 230 : 294-303.
- (P.), Giraudoux (p.), Quéré (J.P.), 1990. - Conséquences épidémiologiques de la réceptivité d'un nouvel hôte intermédiaire du *Taenia multiloculaire* (*Echinococcus multilocularis*) et de la localisation spatiotemporelle des rongeurs infestés. *C.R. Acad. Sei.* 310 (III) : 339-344.
- (P.), Pascal (M.), Damange (J.P.), 1985. - Vers une stratégie d'étude épidémiologique de l'Echinococcose A propos de cas d'infestation observés chez *Microtus arvalis* P. dans le Doubs (France). *Parasitol. Hum. Comp.*, 60 : 389-405.
- Delaure CP), Pascal (M.), Le Pesleur (M.H.), Giraudoux (P.), Damange (J.P.), 1988. - Caractéristiques écologiques et épidémiologiques de *Echinococcus multilocularis* au cours d'un cycle complet des populations d'un hôte intermédiaire (*Microtus arvalis*). *Can. J. Zool.*, 66 : 2740-2750.
- De Rosnay O.), 1975. - *Le macroscopie. Vers une vision globale*. Editions du Seuil, Paris. 305 p.
- Di Castri (F.), 1990. - Environnement, les paradoxes d'une crise. *La Recherche*, 223 : 882-884.
- Eckert (J.), Müller CB.), Partridge (A.J.), 1974. - The domestic cats and dogs as natural definitive hosts of *f:chinococcus* (*Iiveococcus*) *multilocularis* in Southern Federal Republic of Germany. *Parasit.*, 25 : 334-337.
- Eckmann (JP.), Mashaal (M.), 1991. - La physique du désordre. *La Recherche*, 232 : 554-564.
- Ezeby 1971. - *Les échinococcoses animales et leurs relations avec les échinococcoses de l'homme*. Vigot Frères, Paris. 163 p.
- (E.), 1989. - *Une nouvelle méthode pour étudier la dispersion chez les rongeurs: le marquage collectif fluorescent*. Thèse doct., Paris VII. 91 p.
- Frontier (S.), 1983. - *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. Masson, Paris, 494 p.

- Gammel (M.A.), Lawson (J.I.U), 1986. - Epidemiology and control of hydatid disease. *In* : RCA (ed.), *The biology of Echinococcus and Hydatid Disease*, George Allen & Unwin, London: 189-216.
- Gammel (M.A.), Lawson (J.R), Roberts (M.G.), 1987. - Towards global control of cystic and alveolar hydatid diseases. *Parasitology Today*, 3: 144-151.
- Gilot (B.), Doche (en.), Deblock (S.), Petavy (A.F.), 1988. - Eléments pour la cartographie de l'Echinococcose alvéolaire dans le Massif Central (France) : essai de délimitation d'un foyer. *Cano j. Zool.*, 66 : 696-702
- Giordan (A.) (sous la direction de), 1987. - *HiStoire de la Biologie (tome I et II)*. Technique et Documentation, Paris, 281 p, 279 p.
- Giraudoux (P.), Delattre (P.), 1989. - L'échinococcose alvéolaire: un problème d'environnement. *Jura Nature*, 39 : 24-28.
- Giraudoux (P.), Michelat (O.), Habert (M.) 1990. - La Chouette effraie est-elle un bon modèle en biologie des populations? *Alauda*, 58 (1) : 17-20.
- Goszczyński (J.), 1974. - Studies on the food of foxes. *Acta Ther.*, 10 : 1-18.
- Grassberger (P.), 1991. - La percolation ou la géométrie de la contagion. *La Recherche*, 232 : 640-646.
- Grisol CL.) 1990. - *Contribution à l'étude épidémiologique de l'Echinococcose multi/oculaire dans le Jura*. Lyon. 135 p.
- Grubb CP.), Whittaker (J.B.) 1990. - *Toward a more exact ecology*. Blackwell Scientific Publications Ltd. 468 p.
- Hainard (R.), 1987. - *Mammifères sauvages d'Europe. Tome I*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel. 320 p
- Hainard (R.), 1988. - *Mammifères sauvages d'Europe. Tome II*. Delachaux et Niestlé, 352 p
- Hansson (L.), Henttonen (H.), 1985. - Gradients in density variations of small rodents : the importance of latitude and snow cover. *Oecologia (Berlin)*, 67 : 394-402.
- Hansson (L.), Henttonen (H.), 1988. - Rodents dynamics as community process. *Trends in Ecology and Evolution*, 3 (CS) : 195-200.
- Harrison (S.), Quinn (J.f.), 1989. - Correlated environments and the persistence of metapopulations. *Oikos*, 56 : 293-298.
- Herrenschmidt (V.), 1980. - *Mise au point d'une méthode d'étude qualitative et quantitative du régime alimentaire des petits carnivores*. Mémoire D.E.A. d'Ecologie, Paris VI, 35 p.
- Herrenschmidt (V.), 1984. - *Aspect de la dynamique spatio-temporelle des relations prédateurs-proies en milieu* doct., Paris VI. 89 p.
- Houin (R.), Deniau (M.), Liance (M.), 1980. - *terrestris*, premier rongeur trouvé naturellement infesté par *Echinococcus multilocularis* Leuckart, 1863 en France. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 290 (III) : 1269-1271.
- Houin (R.), Liance (M.), 1983. - L'échinococcose alvéolaire en France. *Bull. Epidém. Hebd.*, 45 : 2-3.
- Kaikusalo (A.), 1979. - Predatory mammals and vole populations in the fell regions of north-west Finland. *Suomen Riista*, 29 : 89-92.
- Kolb (H.H.), Hewson (R), 1980. - A study of fox populations in Scotland from 1971 to 1976. *j. Appl. Ecol.*, 17 (1) : 7-19.

- Krebs (C.J.), Myers (J.J.I.), 1974. - Population cycles in small mammals. *Adv. Ecol. Res.*, 8 : 267-399.
- Kritsky (C.), Leiby (P.O.), 1978. - Studies on sylvatic echinococcosis. V. Factors influencing prevalence of *Echinococcus* Leuckart 1863, in red foxes from North Dakota, 1965-1972. *J. Parasitol.*, 64 : 625-634.
- Kurashvili (B.E.), 1964. - Alveolar echinococcosis in Georgia. *Proc. 1st. Int. Congo Paras. Rome*, 2: 747
- Legay Q.M.), Debouzie (O.), 1985. - *Introduction à une biologie des populations*. Masson, Paris, 149 p.
- Legendre (L.), Legendre (P.), 1979. *Ecologie* Tome 1 : le traitement multiple des données écologiques. Paris, 197 p.
- Legendre (L.), Legendre (P.), 1979. *Ecologie* Tome 2 : la structure des données écologiques. Masson, Paris, 197 p.
- Leger (F.), Artois (M.), Stahl (P.), 1985. - La capture expérimentale de Carnivores de taille moyenne. Le cas du Renard (*Vulpes vulpes* Linné) et du Chat forestier (*Felis silvestris* Schreber) en Lorraine. *Acta Oecol., Oecol. Applic.*, 6 : 287-302.
- Leuckart (R.), 1863. - Die Parasiten. *Arch. Sci. Phys. Nat. n. ser.*, 16 : 248.
- Le Louarn CH.), 1971. - Détermination de l'âge par la pesée des cristallins chez quelques espèces de rongeurs. *Mammalia*, 35 : 636-643.
- Le Pestreur (M.H.), 1990. - *Analayse des cycles parasitaires de cinq cestodose larvaires de rongeurs. Etude in natura, en Franche-Comté (France)*. Thèse vét., Nantes. 129 p.
- Liècker (2.), 1988. - The synergistic effects of reductionist and holistic approaches in animal ecology. *Otkos*, 53 : 278-281
- Lindén (H.), 1988. - Latitudinal gradients in predator-prey interactions, cyclicity and synchronisme in voles and small game populations in Finland. *Otkos*, 52 : 341-349.
- Lindström CE.), 1982. - *Population of the red fox (Vulpes vulpes) in relation to food supply*. Ph. D. Thesis, Stockolm.
- Lindström CE.), 1989. - Food limitation and social regulation in a red fox population. *Holarctic Ecology*, 12 : 70-79.
- Martinet (L.), 1966. - Détermination de l'âge chez le Campagnol des champs (*Microtus arvalis*) par la pesée du cristallin. *Mammalia*, 30 : 425-430.
- May CR.), 1991. - Le chaos en biologie. *La Recherche*, 232 : 588-598 p.
- Meirieu (P.), 1990. - *Apprendre... oui, mais comment?* ESf, Paris, 192 p.
- Meyer Q.P.), 1988. - *L'échinococcose alvéolaire humaine.- hasard épidémiologique ou fatalité immunologique ?* méd., Université de Franche-Comté, 237 p.
- Pascal (M.), 1984. - Méthode d'échantillonnage d'un rongeur souterrain, la forme fouisseuse du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris* Scherman). *Acta Oecol., Oecol. AppliC.*, 5 : 303-317.
- Perrier Q.F.), 1990. - Les naturalistes sont-ils superflus? *La Recherche*, 225 : 1150-1155.
- Pessan (B.), Carbenier (R.), 1989. - Ecologie de l'Echinococcose alvéolaire en Alsace : le parasitisme du Renard roux (*Vupes vulpes* L.). *Bull. Ecol.*, 20 (4) : 295-301.
- Petavy (A.F.), Deblock (S.), 1983. - Connaissance du foyer auvergnat d'échinococcose alvéolaire. Recherche de l'hôte intermédiaire, description des lésions. *Ann. Parasitol.*

- Hum. Comp.*, 58 (5) : 439-453.
- Petavy (A.F.), Prost (C), Gevrey (J.), Gilot (S.), Deblock (S.), 1988. - *Leishmaniose naturelle du chat domestique (Felis catus L.) par Echinococcus multilocularis* Leuckart, 1863 (Cestoda) : premier cas en France décelé en zone péri-urbaine. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 307, série III, : 553-556.
- Popper (K.), 1985. - *Conjectures et réfutations*. Payot, Paris. 610 p
- Prost (C), 1988. - *Aspects zoonotiques de l'échinococcose multiloculaire. Dépistage des sources d'infestation en Haute-Savoie*. Mémoires de la Société française de parasitologie et de médecine vétér., Lyon.
- Rausch (R.L.), 1986. - Life cycle patterns and geographic distribution of *Echinococcus multilocularis*. In : RCA Thompson (ed.), *The biology of Echinococcus and Hydatid Disease*, George Allen & Unwin, London: 58-80.
- Rausch (R.L.), Schiller (E.L.), 1954. - *E. sibiricensis*, n. sp. from St Laurence Island (Alaska). *J. of Paras.*, 40 : 659.
- Rioux Ü.A.), Dereure (J.), Perières (J.), 1990. - Approche écologique du "risque épidémiologique". L'exemple des leishmanioses. *Bull. Ecol.*, 21 : 1-9.
- Rioux (J.A.), Lanotte (G'), Cousserans O.), Gabinaud (A.), Corre (J.j.), 1981. - Ecologie, développement et santé publique. Bases écologiques de l'analyse d'un système épidémiologique ; foyers d'infection et parasitocénose ; stratégies d'enquête et d'intervention. In : *Ecologie et Développement des ressources de l'espace*. Edit. CN.R.S. 468 P
- Rodolphe (F.), Pascal (M.), 1985. - Méthode d'échantillonnage de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris* Sherman). Recherche d'un estimateur sans biais de la densité pour un piégeage en bande. *Acta Oecologica, Oecol. Appl.*, 6 (2) : 143-163.
- Roger (M.), 1990. - *Analyse d'un système proies-prédateur: le modèle "Lapin - Petits Rongeurs - Putois"*. Thèse doct., Paris VI.
- Roger (M.), DeJanre (P.), Giraudoux (P.). - Elaboration des stratégies de recherches dans le domaine de la prédation. *Actes XI^e coll.jr. mamm.*, Maisons-Alfort: 57-65.
- Ryszkowski (L.), 1982. - Structure and function of the mammal community in an agricultural landscape. *Acta Zool. Fenn.*, 169 : 45-59.
- Schott CE.), Müller (S.), 1989. - Zum Vorkommen von *Echinococcus multilocularis* beim Rotfuchs in regierungsbezirk Tübingen. *Tierartzl. Umschau*, 44 : 367-370.
- Siegel S., 1956. - *Non parametric statistics for the behavioral sciences*. Mc Graw Hill, London.
- Spitz (F.), 1974. - Répartition détaillée des rongeurs en forêt. in P. Pesson (ed.), *Ecologie forestière*. Gauthier-Villars, Paris. 353-357.
- Spitz (F.), Le Louarn (H.), Poulet (A.), Dassonville (R.), 1974. - Standardisation des piégeages en ligne pour quelques espèces de rongeurs. *Rev. Ecol. Terre et Vie*, 38 : 171-177.
- Stahl CP.), 1990. - Suivi de l'abondance d'une population de renards (*Vulpes vulpes*) par comptages nocturnes: évaluation de la méthode. *Gibier Faune Sauvage*, 7 : 293-309.
- Stahl (P.), Migot (P.), 1990. - Variabilité et sensibilité d'un indice d'abondance obtenu par comptages nocturnes chez le Renard (*Vulpes vulpes*). *Gibier Faune Sauvage*, 7 : 311-323
- Thévenin (J.M.), 1987. - Contribution à l'étude du Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* (Shaw, 1801) dans les prairies de moyenne montagne (400-1200 m) de Franche-Comté. Mém. ing. ENSAIA, Nancy. 26 p.

- Toulouise O.), 1989. - Statistical analysis and graphical display of multivariate data on the McIntosh. *in the Biosciences*, 5 : 287-292.
- Treussier (M.), 1976. - Répartition de quelques Mammifères et principalement du Mulot (*Apodemus sylvaticus* (L.)) dans plusieurs milieux de l'Aigoual et des Causses. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*. 30 : 377-394.
- Toulouise (O.), 1990. - *Le Campagnol des champs (Microtus arvalis): contribution à la mise au point d'une méthode de prévision des pullulations en Bourgogne*. Mémoire Ingénieur ENITA Dijon-Quetigny. 32 p.
- Vogel (H.), 1957. - Über den *E. multilocularis* Süddeutschlands 1. Das Bandwurmstadium von menschlicher und tierischer Herkunft. *Zeitsch. Tropenmed. Paras.*, 8 : 404-454.
- Von Sehantz (T.). - *Evolution of a group living and the importance of food and social organization in population regulation : study on the red fox (Vulpes vulpes)*. Doel. Dissert., Lund, 112 P.
- (M.A.), Bresson-Hadni (S.), Liancé (M.), Meyer (I.P.), Giraudoux (P.), Lenys (D.), 1990. - L'échinococcose alvéolaire humaine. Hasard épidémiologique ou fatalité immunologique? *Gastroentérol. Clin. Biol.*, 14 : 124-130.
- Wiegert (R.G.), 1988. - Holism and reductionism in ecology : hypotheses, scale and systems models. *Oikos*, 53 :
- Wilson (D.S.), 1988. - Holism and reductionism in evolutionary ecology. *Oikos*, 53 : 269-273
- Wood (E.), 1959. Relative estimates of fox population levels. *J. Wildl. Mgmt.*, 23 : 53-63.
- Yoneda (M.), 1983. - Influence of red fox predation upon a local population of small rodents. III seasonal changes in predation pressure, prey preference and predation effect. *Appl. Ent. Zool.*, 18 (1) : 1-10.

MICROMA :

base de données relationnelle pour les données de capture des micromammifères

(développée en 4D™)

- Gère depuis 1988 plus de 10000 captures de rongeurs comportant chacune près d'une vingtaine de paramètres écologiques ou de dissection.
- Utilisée par les Services de protection des végétaux (D.R.A.F) de plusieurs régions, et par leurs équivalents suisses.

Structure de la base

The screenshot displays the MICROMA software interface. The top menu bar includes 'fichier', 'Edition', 'Mode configuration', and 'Structure'. The main window is divided into two panes. The left pane, titled 'CAPTURES', lists various data fields: COOI L'ICAME, NUM CONTR, NUM PIEGE, SPECI, POIDS, SEXE, CRISTALL M, UTERUS, FOETUS D, FOETUS G, CIC PLAC D, CIC PLAC G, CORPS JD, CORPSJG, ALLAITANTE, and CORPS BLANC D. The right pane, titled 'MICROMA', lists fields: CODE, NPT, DATI, DESCRIPTEUR 1, 2, TACIES, AP, CG, AT, P, MA, MG, SA, VF, Csp, MN, AUT, REMARQUES, DISSECTION, LATI, and LONGI. Below the main window, a smaller window shows a data entry form with columns for 'ligne', 'ind', 'con', 'p', 'w', 'g', 'espe', 'poids', 'se', 'crist', 'uter', 'foed', 'esq', 'cpd', 'cpg', 'cjd', 'cgg', 'al', 'cad', and 'c'. The bottom right pane shows a summary table with columns: Esp, Mov, Max, Min, E. T., E. S., and d. e. The table contains data for various species and their estimated densities.

Les données sont saisies directement lors des dissections au laboratoire de terrain

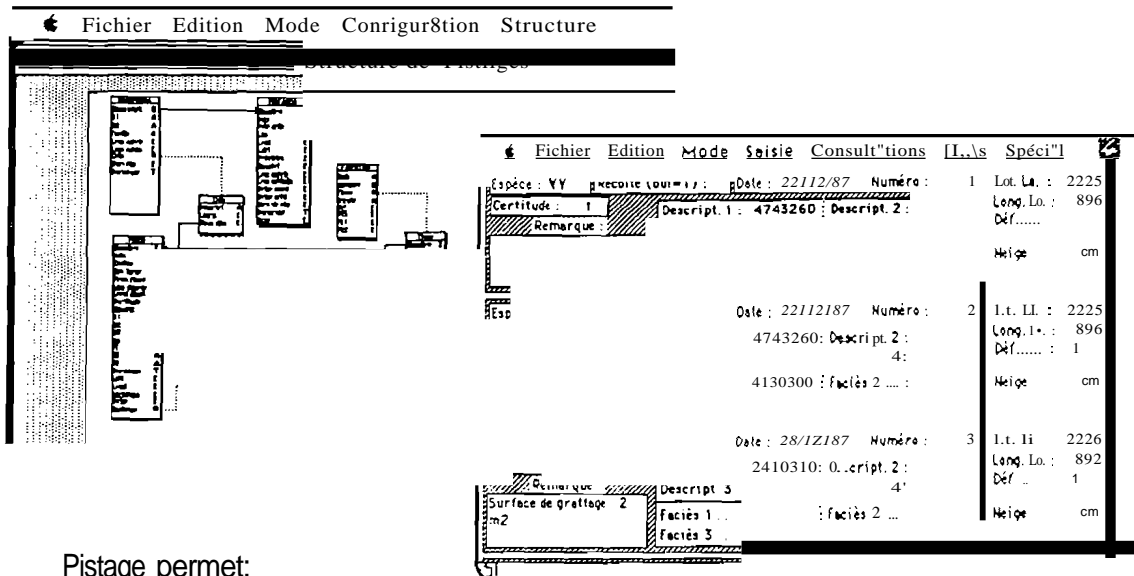
Plusieurs types de tableaux de bord de l'échantillonnage sont produits automatiquement, en temps réel: la possibilité d'aller et retour immédiat entre hypothèses et résultats est un des principes qui guide la conception de la base_

OK Rnnuler

PISTAGES:

base de données relationnelle pour les résultats de pistages sur neige et de parcours fèces

(développée en 4DTM)



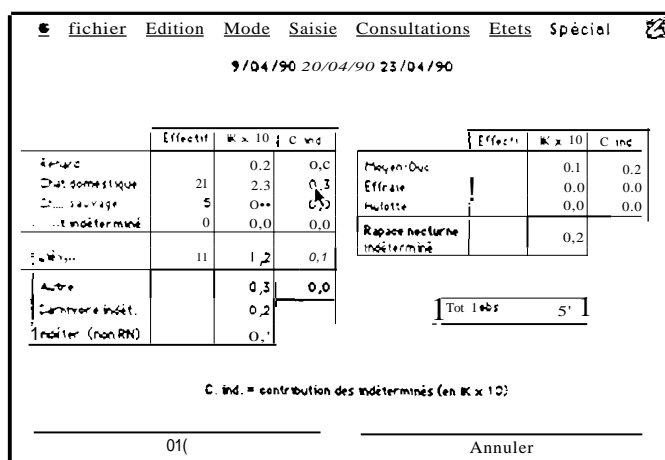
Pistage permet:

- la gestion de toutes les données attachées à la récolte de fèces (identification, localisation, régimes alimentaires, etc.);
- les calculs automatiques correspondant aux échantillonnages kilométriques stratifiés
- le séquençage par milieu des suivis de pistes de carnivore (snow-tracking) et la description des événements liés à chaque séquence.

COMPTAGES:

base de données relationnelle pour la gestion des comptages au phare

(développée en 4DTM)



Comptages permet:

- la gestion des données d'observation (mammifères et oiseaux) des comptages nocturnes au phare;
- les calculs automatiques correspondants (indices kilométriques, etc.)

χ^2 : logiciel de calcul pour la programmation de l'échantillonnage

(développé en Turbopascal™)

Connaissant la représentation d'un caractère dans un échantillon témoin, quel effectif doit être obtenu dans l'autre pour considérer les différences comme statistiquement significatives? De nombreux logiciels du commerce traitent de statistiques non-paramétriques, mais ils ne peuvent résoudre facilement cette question, sans que leur utilisateur s'oblige à de nombreuses interpolations et à la révision de ses manuels de statistiques.

χ^2 permet:

- de résoudre immédiatement la question ci-dessus;
- d'effectuer des calculs de χ^2 classiques à partir de tableaux de données (fichier ASCII, sur disque ou presse-papier) ;
- de traiter spécifiquement les tableaux de contingence 2x2 selon les conditions de validité des différents tests usuels (probabilités exactes de Fisher, ou correction du χ^2).

BIBLIOGRAPHIE:

base de données relationnelle pour les documents bibliographiques de l'équipe

(développée en 40™)

Bibliographie permet:

- l'indexation individualisée selon les spécialités du lecteur, sur un nombre théoriquement illimité de mots clés, choisis parmi un thesaurus adapté aux besoins des recherches;
- la mise en commun des articles indexés, à l'échelle de l'équipe utilisatrice, et les échanges avec d'autres bases;

La restitution des articles est instantanée, quelle que soit la combinaison de critères choisie.

MÉTHODE D'IDENTIFICATION SPATIO-TEMPORELLE DES OBSERVATIONS OU DES LIGNES DE PIÈGES

1. LOCALISATION SPATIALE À ÉCHELLE RÉGIONALE

Chaque observation est repérée selon le quadrillage kilométrique Lambert zone II étendu. L'aire de chaque carré d'étude est identifiée par les coordonnées Lambert de son angle nord-ouest (arrondies à l'entier inférieur pour les longitudes et supérieur pour les latitudes). Sa taille est précisée par le nombre de carrés Lambert (1 km X 1 km) composant un côté

2. LOCALISATION SPATIO-TEMPORELLE ET VALEUR DE LA LIGNE

Chaque ligne est caractérisée par un vecteur de 8 caractères (5 variables V1.V2....V5) de valeur unique.

Les deux premiers caractères sont réservés à la localisation spatiale de la ligne à petite échelle. Le premier (variable V1) est réservé au codage de la grande zone géographique régionale (Franche-Comté, Touraine, etc....). Le deuxième (V2) correspond à un zonage écologique régional. Ses valeurs vont de A à X et les correspondances sont données au chapitre suivant "zones écologiques".

Les deux caractères suivants (variable V3) sont réservés à l'année.

Les deux caractères suivants (variable V4) sont réservés au mois de la campagne de piégeage (01,02,12).

Les deux derniers (V5) sont réservés au type de ligne posée et à leur identification individuelle:

- de 00 à 99 : lignes de pièges I.N.R.A. de 100 m et 34 pièges posées lors d'un échantillonnage stratifié dans une zone convenablement repérée et étudiée régulièrement dans le temps (ex: le Soullot ou Nouzilly) ;

- de AA à IZ : lignes de pièges I.N.R.A. de 100 m et 34 pièges posées occasionnellement;

- de JA à RZ: ensemble de pièges I.N.R.A. posés de manière non-orthodoxe. Cet ensemble, comme précédemment ne doit pas échantillonner plus d'un type de milieu, ou d'un type de lièvre à la fois.

- de SA à ZZ : à disposition pour d'autres techniques de piégeage que les pièges I.N.R.A. (C. terrestre, etc....).

3. ZONES ÉCOLOGIQUES

Un zonage écologique existe en particulier pour les lignes de pièges. Codé de A à X, il correspond aux zones écologiques définies dans l'Atlas des oiseaux nicheurs de Franche-Comté (Piotte *et al.* 1984), d'après la carte des végétations potentielles de Franche-Comté (Schmidt et Rameau. 1980). Chaque ensemble "présente un caractère particulier qui en fait une entité écologique (...). Les limites choisies nous ont semblé en accord avec les différentes publications écologiques sur la Franche-Comté" (Piotte. 1984). La limitation des zones définies par l'expérience naturaliste des auteurs de l'ouvrage correspond à une synthèse intuitive, mais rattachée à l'expérience du terrain. de données phytologiques (Rameau *et al.* 1980). zoologiques, géomorphologiques, géologiques et climatologiques.

- A : La Vôge
- B : Hautes-Vosges
- C : Plateaux et moyenne montagne vosgienne
- D : Trouée de Belfort
- E : Le Sundgau
- F : Dépression sous-vosgienne et plaine de Saulx-lès-Verdun
- G : Plateaux de Haute-Saône
- H : Vallée de la Saône et ses dépendances
- I : Vallée de l'Ognon
- J : Avants-Monts. entre Doubs et Ognon
- K : Moyenne vallée du Doubs
- L : Forêt de Chaux
- M : Finage, basse vallée du Doubs et Val d'Amour
- N : Plaine bressane
- O : Vallées Loue et Uson
- P : premiers plateaux
- Q : Vignoble et Revermont
- R : Plateau lédonien
- S : Seconds plateaux
- T : Dépression du Haut-Doubs
- U : Combe d'Ain
- V : Petite Montagne
- W : plateaux supérieurs
- X : Haute-Chaine

Piotte (P.) (sous la coordination de), 1984. - *Atlas des oiseaux nicheurs de Franche-Comté*. Groupe Naturaliste Franc-Comtois, Besançon. 161 p.

Rameau (J.C.), Schmitt (A.), Bidault (M.), Gaiffe (M.). 1980.. *Végétation et écologie des forêts comtoises* in S.H.N.D. et Univers (ed.) *Nos forêts comtoises*, Besançon. 80-116.

CODIFICATION DES STATIONS ET DES FACIES

1. POSE DES LIGNES DE PIÈGES

Aucune ligne ne doit échantillonner plus d'un type de milieu, ou d'un type de lisière à la fois.

Ne pas oublier de noter la présence de fèces lors des visites.

2. MÉTHODE DE CODIFICATION DES STATIONS

2.1. DESCRIPTEURS DES MILIEUX

2.1.1. ORGANISATION GÉNÉRALE

3 descripteurs (01, 02 et F) de 8 variables chacun sont attribués à chaque ligne.

Le premier (01) est utilisé pour décrire:

- ⇒ le milieu dans lequel a été posé la ligne;
- ⇒ s'il s'agit d'une lisière, le milieu qui la compose ou la végétation est la plus basse;

• le deuxième (02) est utilisé si la ligne a été posée sur une lisière et décrit le deuxième milieu ;

• le troisième (F) est utilisé comme descripteur de faciès. Par exemple, pour décrire une voie de communication étroite qui jouxte la ligne. Cette voie, qui n'est pas en soi un milieu,

est alors considérée comme un faciès partiel du milieu échantillonné (codé en 01) ou de la lisière (codée en 01 et 02). Cf § 5 de la présente annexe.

2.1.2. CONTENU DES DESCRIPTEURS : LES VARIABLES

Chaque descripteur comporte 8 variables. Les 4 premières sont hiérarchiques et correspondent à des degrés d'un échantillonnage stratifié. Les 4 suivantes sont transversales et s'appliquent à tous les milieux échantillonnés. Les valeurs sont données en *infra*.

3. LES FÈCES

Le milieu de dépôt d'un fèces est défini par des descripteurs de 7 variables, et codé de la même manière que pour les 7 premières variables des descripteurs de milieu lignes de pièges. Les lisières pouvant cependant être multiples, 4 descripteurs de milieu sont réservés (à coder du plus bas en végétation, vers le plus élevé) et 3 descripteurs de faciès (à coder du chemin de terre meuble, vers la route goudronnée).

La variable 8 a un sens particulier et indique la présence d'autres fèces sur le lieu de dépôt ou à proximité très immédiate.

4. VALEURS DES VARIABLES DES DESCRIPTEURS DES STATIONS.

VARIABLE 1: MATRICE PAYSAGÈRE

- 1- Openfield: Plaine ouverte (ex. : plaine de la Chaux)
- 2- Bocage
- 3- Zone humide
- 4- Forêt
- 5- Village

VAR14BLE2: NATURE GÉNÉRALE DE LA STATION DANS LA MATRICE

1 ou 2 Openfield ou bocage

- 2- Maison isolée, ruine ou murger
- 3- Ilot humide (mares, marais, etc...)
- 4- Milieu herbacé permanent (prairies permanentes et friches)
- 5- Culture annuelle ou semi-permanente (dont les prairies semées)
- 6- Haie, bosquet ou îlot forestier

4 Forêts

- 2- Maison isolée, ruine ou murger
- 3- Ilot humide (mares, marais, etc...)
- 4- Ilot herbacé permanent
- 5- Ilot ouvert
- 6- Parcelle feuillue.
- 7- Parcelle mixte
- 8- Parcelle résineuse

5 Village

- 3- Ilot humide (mare, marais, etc...)
- 4- Zone herbacée permanente parfois avec couverture arborée lâche
- 5- Culture annuelle ou semi-permanente
- 6- Haie, bosquet

VAR14BLE3: NATURE DE LA STATION

14, 24, 44, ou 54 Milieux ouverts et herbacés permanents non-humides des zones ouvertes, bocagères, des îlots forestiers ou des villages

- 1- Prairie pâturée
- 2- Prairie de fauche
- 3- Prairie fauchée avec traces de pâturage récent
- 4- Friche herbeuse
- 5- Banquette herbeuse
- 6- Prairie à couverture arborée inférieure à 50 %
- 7- Prairie à couverture arborée supérieure à 50 %

15, 25, 45, ou 55 Cultures des milieux ouverts, bocagers, ou des villages

- 1- semi-permanente (luzerne, prairie semée, ...)
- 2- annuelle (céréale, potager, ...)

16, 26 ou 56 Haies, bosquets ou îlots forestiers

- 6- feuillus
- 7- mixtes
- 8- résineux

46, 47 ou 48 Forêts: parcelles boisées

- 1- de 0 à 1 mètres Jeune plantation ou régénération naturelle)
- 2- de 1 à 2,5 mètres
- 3- de 2,5 à 6 mètres
- 4- de 6 à 16 mètres
- 5- plus de 16 mètres

13, 23, 43, 53 Ilots humides

- 1- Mare
- 2- Bas-marais humides en permanence
- 3- Bas-marais avec assèchements saisonniers
- 4- Haut-marais tourbeux

VARIABLE 4: COUVERTURE BUISSONNANTE

25x, 45x, 46x ou 47x Haies ou forêts

- ... ne portant pas trace d'une coupe importante
 - 1. sans couverture buissonnante
 - 2. avec couverture buissonnante en taches
 - 3. avec couverture buissonnante continue
- ... portant trace d'une coupe importante (premières phases de recolonisation)
 - 4. sans couverture buissonnante
 - 5. avec couverture buissonnante en taches
 - 6. avec couverture buissonnante continue

VARIABLE 5: COUVERTURE HERBACEE

- 1. sans couverture herbacée
- 2. avec couverture herbacée en taches
- 3. avec couverture herbacée continue

VARIABLE 6: SITUATION DANS LA MATRICE (DÉFINIE EN V1)

6. position interne

... positions marginales:

- 1. à proximité de l'openfield
- 2. à proximité du bocage
- 3. à proximité d'une zone humide
- 4. à proximité de la forêt
- 5. à proximité d'un village

VARIABLE 7: FACTEURS FAVORISANT L'ENFOUISSEMENT DES FECES

- 1. Débardage
- 2. Passage régulier de bétail (ex. banquettes herbeuses à vaches)
- 3. Débardage et passage de bétail
- 4. Traces de véhicules agricoles
- 5. Véhicules agricoles et passage régulier de bétail
- 6. Très nombreuses taupinières ("labourage du terrestre")
- 7. Terriers de carnivores (renard, blaireau, etc...)

VARIABLE 8: POSSIBILITE OU CONSTAT DE DEPOT DE FECES OU DE TRACES

Hors village

- 1. espèce non identifiée
- 2. chien
- 3. renard
- 4. chat
- 5. plusieurs espèces parmi chien, renard ou chat
- 6. autres

Dans le village: fréquentation des parcelles par les chiens

... animal lié à la propriété

- 1. présence permanente d'un chien

... fréquentation par des animaux extérieurs

- 2. certaine ou très probable
- 3. possible
- 4. impossible

5. VALEURS DES VARIABLES DES DESCRIPTEURS DE "FAETES"

VARIABLE 1: MATRICE PAYSAGERE

- 1. Openfield: Plaine ouverte (ex. : plaine de la Cnaux)
- 2. Bocage
- 3. Zone humide
- 4. Forêt
- 5. Village

VARIABLE 2: NATURE DU FACIES

- 1. Voie de communication

VARIABLE 3: 3° DEGRE DE STRATIFICATION

x1 Voies de communication

- 1. Chemin goudronné
- 2. Chemin gravillonné ou empierré
- 3. Chemin de terre
- 4. Traces sur herbe

VARIABLE 5: COUVERTURE HERBACEE (SI NÉCESSAIRE)

- 1. sans couverture herbacée
- 2. avec couverture herbacée en taches
- 3. avec couverture herbacée continue



Résumé

Le fonctionnement du cycle parasitaire de l'échinocoque alvéolaire (*Echinococcus multilocularis*) est étudié en Franche-Comté (France) à travers (i) la distribution des prévalences chez le renard (*Vulpes vulpes*), au niveau régional, (ii) la distribution des cas humains, au niveau régional et (iii) la distribution des rongeurs, du renard, du chat forestier (*Felis silvestris*) et domestique (*Felis catus*) au niveau du biotope. Cette dernière étude, menée au niveau d'organisation du peuplement, et comparée à celles menées aux autres niveaux de perception aboutit à formuler une théorie selon laquelle le cycle de l'échinococcose alvéolaire se maintiendrait en Franche-Comté grâce à un fonctionnement en mosaïque : la parasitose serait temporaire en un secteur donné (= tesselle), la permanence de l'enzootie dans la région étant due à l'alimentation de zones "indemnes" par les zones temporairement favorables et infestées (vecteur principal = renard). Le caractère temporaire de l'infestation d'une tesselle serait dû au fait que convergent un certain nombre de conditions : abiotiques (mésoclimatologie) et biotiques (cinétique des populations de rongeurs et utilisation par le renard dans une relation prédateur/proie conditionnée par le paysage). L'appréciation du caractère "fonctionnel" de la mosaïque tiendrait donc à l'analyse simultanée de relations et de dynamiques qui s'expriment à des niveaux de perception différents (station : conservation des œufs de Ténia selon les conditions édaphiques et la climatologie saisonnière ; biotope : distribution des peuplements de rongeurs ; secteur : cinétique des peuplements de rongeurs, dépendant de l'organisation de l'espace agricole ; région : mésoclimatologie et arrangement spatial des secteurs).



Abstract

The life cycle of *Echinococcus multilocularis* is studied in Franche-Comté (France) according to (i) the distribution of prevalences in foxes (*Vulpes vulpes*), at the regional level, (ii) the distribution of human cases, at the regional level, and (iii) the distribution of rodents, foxes, wild cat (*Felis silvestris*), and domestic cat (*Felis catus*), at a lower level : that of their biotope (study ; 10 square kilometers). The study was carried out at the community level. Comparisons were made with the other levels. We propose a : the life cycle of *Echinococcus multilocularis* is sustained in Franche-Comté because it works in a functional mosaic. The alveolar hydatid disease of foxes and rodents exists temporarily in patches of about 400 square kilometers (patch = district). It persists in the region by shifting to non infested patches, foxes being the main vector. At the patch level, the infestation is determined by the convergence of abiotic conditions (mesoclimatology), and biotic ones (populations kinetics of rodents determined by land use patterns, and foxes foraging for preys). The functioning of the mosaic is based on relations and dynamics which study must span several nested space-time hierarchies (field level : eggs preservation according to soil conditions and seasonal climatology ; biotope level : distribution and density of rodents ; district level ; kinetics of rodents population, according to land use patterns ; region level : mesoclimatology and districts spatial distribution),